P₂ 260

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A. Zoologie

TOME I

FASCICULE 3

Jean DORST

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE DES PLUMES DES TROCHILIDÉS

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V•)

1951

Prix : 750 fr.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

0 960 1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. — Tome I, fasicule 3. — P. 125 à 260

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE DES PLUMES DES TROCHILIDES

par JEAN DORST

INTRODUCTION

Malgré l'attrait que peuvent exercer sur l'observateur naturaliste les magnifiques parures si lumineuses des Oiseaux-mouches (Trochilidés), l'étude de la morphologie et de la microstructure des plumes brillantes de ce groupe d'oiseaux souffre d'un assez curieux délaissement. Peut-être pourrait-on imputer cet abandon au manque relatif de spécimens d'étude. Il est, en effet, indispensable de disposer d'un matériel important et surtout de pièces suffisamment nombreuses pour qu'un grand nombre puisse être sacrifié ; les énormes collections de plumasserie ayant été surtout drainées vers les marchés de Paris et de Londres, seul un chercheur ayant la chance de se trouver dans un de ces centres est susceptible d'entreprendre cette étude.

On sait que, parmi les plumes d'oiseaux, il existe des colorations purement pigmentaires : les éléments des plumes contiennent des *pigments* qui, en absorbant sélectivement les radiations composant la lumière blanche incidente, produisent une impression colorée comme tout corps absorbant. Mais d'autres plumes vont chercher les causes de leur coloration dans des phénomènes physiques beaucoup plus complexes produisant une véritable décomposition de la lumière. Ces phénomènes, qui ont excité depuis longtemps la curiosité des chercheurs, atteignent leur maximum de complexité chez les Trochilidés.

Ils entraînent une modification morphologique de la barbule dans un sens bien déterminé, afin de donner la plus grande ampleur aux phénomènes purement optiques. C'est l'échelle des modifications discernables dans les plumes de Trochilidés, ainsi que leur microstructure, que nous avons eue plus spécialement en vue dans ce travail. Nous avons essayé de définir les principales caractéristiques des plumes lumineuses de Colibris, tout en étudiant brièvement, et comme terme de comparaison, les

BIBL. DU MUSEUM D'HIST NATUR.

Source : MNHN, Paris

plumes simplement métallisées ou même tout à fait ternes de ces oiseaux. Lorsqu'on compare déjà superficiellement les plumages des Oiseaux-mouches avec ceux d'autres oiseaux présentant des couleurs brillantes, — Nectariniens, Trogons, Merles métalliques, Jacamars, etc..., — on ne peut manquer d'être frappé des profondes différences d'aspect qui marquent ces types d'oiseaux. Notre but a été de retrouver également dans la morphologie et la structure des plumes de Trochilidés des faits permettant d'expliquer ces différences.

Nous avons dit qu'il n'existait que très peu de travaux concernant directement et spécialement les Trochilidés. Par contre, on dispose d'un grand nombre d'études intéressant la structure des plumes prise dans son ensemble ; ces travaux, dont certains sont déjà anciens, concernent pour quelques-uns la structure et la coloration du plumage d'oiseaux en général, pour d'autres, — et ce sont les plus nombreux —, un type de plume plus spécialisé ; nous ne citerons ici que ceux qui ont trait à la coloration par structure, sans faire l'historique de la question ; nous aurons d'ailleurs l'occasion de montrer l'évolution des idées selon les différents auteurs quant aux théories explicatives des phénomènes observés.

En ce qui concerne la structure brillante proprement dite, nous trouvons déjà d'excellents renseignements dans les travaux d'Altum (1854 a et b) ; en 1855, Mewes décrit des types de plumes brillantes. Puis ce sont les travaux de Gadow (1882), Haecker (1890) ; Walter (1890), Strong (1903), Biedermann (1904), Michelson (1911), Mallock (1911) ; de Lord Rayleigh, ce dernier développant ses théories avec une très grande compétence dans le domaine de la physique. Plus près de nous, nous citerons encore les bonnes études de Mason (1923), Rensch (1925) et d'Elsässer (1925).

Nous nous sommes également servi des études relatives aux pigments en y trouvant souvent d'utiles compléments, en particulier celles de Desselberger sur les pigments caroténoïdes (1930) et celles plus anciennes de Krukenberg (1881-1886), contenant d'utiles renseignements. Les travaux de F. Frank (1939) sur les colorations bleues contiennent eux aussi d'excellents points de repère.

A côté des phénomènes de coloration proprement dits existent des travaux plus spécialement relatifs à la morphologie de la plume. Le premier travail de cet ordre est celui de Nitzsch, traduit en anglais et publié dans les *Transactions* de la *Ray Society* en 1867, qui, bien que s'attachant surtout à la pérylographie, contient des bases solides quant à la structure proprement dite des plumes ; Mascha publia, en 1904, une étude assez poussée sur les pennes. Le travail de Chandler (1916) forme une excellente base générale ; cet auteur traite de tous les groupes aviens, ce qui permet de fructueuses comparaisons, bien que le fait d'envisager la totalité des oiseaux, sans étudier un nombre suffisant d'espèces, ait conduit l'auteur à de dangereuses généralisations et à quelques inexactitudes de détail.

Source : MNHN, Paris

H. Sick (1937) a repris la question en se limitant aux pennes ; son travail, excellent, nous a servi dans quelques cas particuliers.

En ce qui concerne plus spécialement les Trochilidés, les recherches bibliographiques sont beaucoup plus simples ; le principal travail est celui de Miss Newbigin (1896) qui contient de bonnes idées et des comparaisons souvent très exactes avec les Nectariniidés. Cette étude, mise à part, aucun travail d'ensemble n'a été publié sur cette question. On rencontre dans un certain nombre d'articles relatifs aux plumes brillantes des indications très précieuses sur les Colibris, mais ce ne sont généralement que des données tout à fait occasionnelles et fragmentaires.

Nous avons également consulté avec profit quelques travaux relatifs aux colorations des insectes, en particulier celles des ailes de Papillons : l'important article de Süffert (1924) est parmi les meilleurs. Nous mentionnerons enfin celui de Mathieu et Farran (1938) concernant la structure des élytres métalliques de Coléoptères.

Le plan que nous avons adopté pour notre étude est le suivant : après avoir donné quelques renseignements sur la technique utilisée et défini les termes employés, nous passerons immédiatement à notre sujet proprement dit en commençant par l'étude morphologique de la plume prise dans son ensemble, puis en passant à la description de ses éléments constitutifs, barbe et surtout barbules. Nous étudierons ensuite la question sous son aspect physique, tout en faisant alors et déjà remarquer que, n'étant pas physicien, nous nous bornerons à quelques expériences simples pouvant contribuer à l'explication des faits morphologiques précédemment observés. Nous terminerons par une étude des relations qui semblent exister avec l'âge, le climat, et en comparant les plumes brillantes de Trochilidés à quelques autres types de plumes lumineuses.

Nous avons suivi dans l'ensemble la nomenclature de Peters (1945), tout en maintenant pour certains points les conceptions de Simon (1921).

Voici les espèces dont nous avons principalement eu l'occasion d'étudier le plumage et auxquels nous ferons allusion au cours de notre étude :

Glaucis tomineo (L.). — *Phaetornis Guyi* (Less.). — *Phaetornis superciliosa* (L.). — *Phaetornis anthophila* (Bourc.). — *Colibri coruscans* (Gould) = *Petasophora iolata* Gould. — *Anthracothorax nigricollis* (Vieillot). — *Anthracothorax mango* (L.). — *Eulampis jugularis* (L.). — *Chrysolampis mosquitus* (L.). — *Chlorostilbon aureoventris* (d'Orb. et Lafr.). — *Chlorostilbon Gibsoni* (Fraser). — *Thalurania furcata colombica* (Bourcier). — *Thalurania furcata nigrofasciata* (Gould) — *Panterpe insignis* Cab. et Heine. — *Hylocharis Xantusi* (Lawrence). — *Hylocharis sapphirina* (Gmelin). — *Aggrtrina fimbriata* (Gmelin). — *Saucerottia cyanifrons* (Bourcier). — *Chalybura B. Buffoni* (Less.). — *Chalybura B. caeruleigaster* (Gould). —

Source : MNHN, Paris

Oreopyra viridipallens (Bourcier et Mulsant). - - *Phaeolaima rubinoides* (Bourc. et Mulsant). —*Eugrues fulgens* (Swainson). — *Topazu pella* (L.). — *Oreotrochilus chimborazo* (de Lattre et Bourcier). — *Aglaeactis cupripennis* (Bourcier). — *Pterophanes cyanopterus* (Fraser). — *Homophania coeligena* (Lesson). — *Helianthea torquata* (Boissonneau). — *Helianthea Bonapartei* (Boissonneau). — *Helianthea helianthea* (Lesson). — *Eustephanus galeritus* (Molina). — *Enstephanus fernandensis* (King). - - *Boissonneaua flavescens* (Loddiges). — *Boissonneaua Matthewsi* (Bourcier). — *Boissonneana Jardinei* (Bourcier). — *Heliangelus Clarissae* (Longuemare). — *Heliangelus amethyscollis* (d'Orb. et Lafr.). — *Eriocnemis vestita* (Lesson). — *Metallura tyrianthina* (Loddiges). — *Heliactin cornuta* (Wied). — *Rhodopis vesper* (Less.). — *Thaumastura Cora* (Lesson). — *Archilochus colubris* (L.). — *Calliphlox amethystina* (Boddaert). — *Selasphorus rufus* (Gmelin).

Nos remerciements iront à M. le Professeur J. Berlioz, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, qui, par ses précieux conseils et son inlassable bienveillance, nous a permis de mener à bien ce travail. Qu'il nous permette de lui en faire l'hommage en témoignage de respect et de profonde gratitude.

M. le Professeur Y. Le Grand, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, nous a très largement facilité notre travail dans le domaine de la physique. Qu'il en soit très vivement remercié, ainsi que M. Desvignes, de l'Institut d'Optique de Paris.

C'est également pour nous un très agréable devoir d'exprimer notre vive reconnaissance à M. le Professeur M. Prenant, de la Faculté des Sciences de Paris, à M. le Professeur P. P. Guassé, de la Faculté des Sciences de Paris, Membre de l'Institut, et à M. R. M. May, de la Faculté des Sciences de Paris, qui nous ont fait l'honneur de juger notre thèse.

Nous remercions, enfin, tous les amis et collègues dont la sympathie et les conseils nous ont considérablement aidés au cours de ce travail.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

QUELQUES MOTS SUR L'ASPECT GENERAL DES TROCHILIDES

Lorsqu'un observateur, même profane, aborde le groupe des Trochilidés, il ne peut manquer d'être frappé, en même temps que de la constance dans la nature de leur plumage, de son extrême diversité quant à ses aspects colorés ; il essaye alors de les grouper, d'en établir une sorte d'hiérarchie suivant leur éclat, leur intensité, leur irisation, nous dirions presque leur beauté. Il est possible, non point de les séparer en groupes bien tranchés, mais d'en établir une sorte de classement allant des plus ternes aux plus brillants.

On placera à la base une série d'espèces dont une partie au moins du plumage offre un aspect tout à fait terne ; les plumes, de coloration brunâtre ou grisâtre, d'intensité très variable, sont d'aspect filamenteux et revêtent le corps de l'oiseau, sans que l'on puisse y distinguer nettement une imbrication. C'est le cas de toutes les espèces auxquelles on donne le nom d' « ermites », voulant traduire par ce nom les couleurs effacées de leur plumage (*Phaetornis, Glaucis*, etc...). Il faut cependant remarquer que les espèces de ces genres manifestent dans la région dorsale un début de différenciation dans le sens d'une métallisation paraissant se surajouter à la coloration de base, et particulièrement accentuée chez les mâles adultes. Cette apparence va s'accentuer encore chez certaines espèces : c'est ainsi que l'*Aphantochroa cirrochloris*, qui a pourtant mérité des anciens auteurs le nom de « Modeste », à cause de son aspect sombre et effacé, présente déjà une métallisation très apparente plus généralisée.

Cette espèce nous conduit directement aux Trochilidés présentant des plumes plus brillamment métallisées. Ces plumes sont le plus souvent vertes avec des reflets cuivrés, très intenses quelquefois. Ces teintes sont même parfois dominantes, la plume devenant alors dorée, avec des reflets rougeâtres. C'est en particulier le cas pour le dos de beaucoup d'Oiseaux-mouches. Nous citerons celui d'*Eriocnemis vestita*, d'*Helianthea helianthea*, d'*Heliangelus Clarissae*, qui ont tous les trois des teintes vertes ; la série

Source : MNHN, Paris

des *Metallura* offre au contraire des exemples d'oiseaux dont le dos est nettement cuivré.

Nous arrivons enfin aux plumes les plus brillantes, qui forment les parures si caractéristiques de ces oiseaux. Elles s'opposent assez nettement à toutes les précédentes, étant beaucoup plus lumineuses et présentant une gamme de couleur infinie. De plus, les variations intéressent non seulement la couleur elle-même, mais aussi les autres caractéristiques de l'aspect coloré. Il en est d'irisées, variant très largement suivant l'incidence sous laquelle on les observe ; d'autres, au contraire, ont une coloration plus profonde, avec des teintes plus sombres et moins chatoyantes. Certaines plages lumineuses ont sensiblement la même couleur sur toute leur surface : nous citerons, par exemple, la gorge de *Chrysolampis mosquitus*, celle de *Selasphorus rufus* ; d'autres, au contraire, montrent un changement progressif de couleur et de teintes suivant la région observée : c'est cette particularité qui valut au *Panterpe insignis* son nom d' « Arc-en-ciel ». Certains d'entre eux ont des plaques lumineuses paraissant si lisses et compactes, qu'elles semblent formées d'une seule pièce, — comme c'est précisément le cas de la gorge de *Selasphorus rufus* à laquelle nous venons de faire allusion. Ces plumes squamiformes, très brillantes, sont cependant toujours assez étroitement plaquées les unes contre les autres, à la manière des tuiles d'un toit ou des écailles d'un poisson. Leur apparence compacte s'oppose à celle des autres plumes de contour de ces oiseaux, pour lesquelles nous avons vu que l'aspect filamenteux restait très marqué.

Ces plages lumineuses constituent l'essentiel des parures de l'Oiseau-mouche. Ce sont elles qui ont valu aux membres de cette famille les noms si poétiques que leur ont donnés les anciens auteurs, les comparant aux joyaux les plus précieux ou aux feux des rayons du soleil : le « Rubis Topaze » (*Chrysolampis mosquitus*), le « Colibri Topaze » (*Topaza pella*), les « Orverts » (les *Chlorostilbon*), la « Petite Etoile du Brésil » (*Heliactin cornuta*). Les noms scientifiques traduisent d'ailleurs la même admiration des ornithologistes nomenclateurs, car ils ont largement usé des mots grecs désignant le soleil, les étoiles, les rayons ou la lumière.

Ces parures si lumineuses ne sont cependant pas visibles sous toutes les incidences. Pour être perçues dans la plupart des cas, il faut tourner l'oiseau vers l'observateur de façon à le voir d'avant en arrière, la lumière se trouvant du même côté de l'oiseau que l'observateur. Cette disposition est générale chez les Trochilidés.

Il existe cependant des exceptions très intéressantes : quand on examine le plumage dorsal des espèces du genre *Aglaeactis*, on constate que pour percevoir l'éclat lumineux, si particulier de cette partie de leur plumage, il faut orienter l'oiseau dans le sens opposé, la queue tournée vers l'observateur, les conditions d'éclairage étant les mêmes que dans le cas précédent. La disposition inverse ne permet l'observation d'aucun éclat de la plume. Ce fait ne s'observe que dans le cas des espèces du genre

Source : MNHN, Paris

Aglaeactis et dans une moindre mesure chez les *Homophania*. Cette différence avec les autres espèces paraît fondamentale au premier abord. L'éclat de ces mêmes plumes est de plus différent de celui des autres parures lumineuses observées chez les Trochilidés : elles ont un aspect huileux assez caractéristique qu'on ne retrouve nulle part ailleurs.

Tels sont en gros les échelons que l'on peut distinguer parmi les plumes de Trochilidés, par la simple observation de leur plumage. Ces différents types de plumes sont d'ailleurs susceptibles de se présenter chez les mêmes oiseaux : certains sont presque entièrement ternes, ne présentant aucune plume « optique » brillante (par exemple les oiseaux du groupe *Phaethornis*) ; d'autres ont un plumage terne, sauf quelques petites parures brillantes très réduites en surface (c'est en particulier le cas de beaucoup de femelles qui ont souvent, sur certaines parties de leur plumage, en particulier sur la gorge, un rappel de la parure du mâle). Les plumes métallisées coexistent toujours avec d'autres types de plumes, en particulier des plumes ternes. Les plumes brillantes de parure ne forment généralement que des plages plus ou moins étendues, et ne s'étendent que rarement sur la totalité du plumage. Elles coexistent avec des plumes ternes (*Chrysolampis mosquitus*), des plumes métallisées (*Helianthea helianthea*), parfois avec les deux (*Heliangelus amethysticollis*) ; certains types particulièrement bien parés, tels les *Helianthea* (*Helianthra helianthea* et *H. Bonapartei*) ont même un plumage qui présente à la fois des plumes de couleurs et d'aspect très différents suivant la région du corps (sommet de la tête, supra-caudales, gorge, ventre). La pluralité de types de plumes n'est portée à ce point extrême que chez les Trochilidés, qui s'opposent ainsi plus ou moins aux autres oiseaux, même parmi les plus brillants. C'est à discerner les rapports existant entre la structure intime de ce plumage et son aspect extérieur que nous nous sommes attachés dans le présent travail.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

TECHNIQUE

Les plumes que nous avons eues à notre disposition provenaient d'oiseaux naturalisés de collection. On pourrait évidemment nous objecter que leur structure est différente de celle que présenteraient des plumes prises sur des oiseaux vivants. On conçoit aisément l'impossibilité où l'on se trouve en France de se procurer de tels spécimens. De plus, il ne doit y avoir aucune différence de quelque importance dans la microstructure, tout au plus des modifications légères dans l'agencement des différentes plumes les unes par rapport aux autres, ainsi que dans celui des barbes d'une même plume. Tous les auteurs ayant étudié de tels sujets jusqu'à ce jour ont surtout opéré sur du matériel provenant de « peaux » : ils ont été unanimes à affirmer, lorsqu'il leur a été possible de comparer des structures dans l'un et l'autre cas, qu'il n'y a aucune différence entre la plume « fraîche » et celle que l'on prélève sur un oiseau naturalisé.

A part une observation macroscopique intéressant la phanère dans son ensemble et dans ses rapports avec ses voisines, ce qui est possible à l'aide d'un binoculaire de fort grossissement, l'étude que nous nous proposons comporte, d'une part, l'examen de plumes entières montées en préparations microscopiques ; d'autre part, l'étude de coupes menées dans les différents plans de l'organite.

1° *Préparations.* — On dispose de trois méthodes suivant le but qu'on se propose.

a) *Montage à sec*, entre lame et lamelle lutées à l'aide d'un vernis cellulosique ; cette méthode est à recommander pour l'étude de la structure et de la coloration.

b) *Montage à la glycérine gélatinée.* Cette méthode est très pratique, l'indice de réfraction du milieu de montage étant bien inférieur à celui de la kératine. La structure et les couleurs de la plume apparaissent par conséquent nettement. Le seul inconvénient réside dans la difficulté que l'on éprouve à éviter la formation de bulles d'air entre les différents éléments de la plume.

Source : MNHN, Paris

c) *Montage au baume du Canada.* Il permet principalement l'étude de la pigmentation. L'indice du baume, plus proche de celui de la kératine que ne l'est celui de la glycérine gélatinée, est par conséquent moins favorable à l'étude de la morphologie de la plume, les contours des éléments constitutifs étant moins nets. Nous l'avons cependant largement utilisé en raison de sa facilité.

2° *Coupes microscopiques.* — Comme l'a fait ressortir F. Frank (1939), le principal obstacle à l'établissement de coupes minces dans la plume provient de la dureté de l'objet. Nous n'avons malheureusement pas pu utiliser la méthode que préconise l'auteur allemand, à savoir l'emploi d'une paraffine à point de fusion élevée ; les circonstances ont rendu ce produit introuvable actuellement. Nous avons utilisé avec profit un mélange de paraffine à 54-56° et de stéarine, à raison de 25 % de stéarine pour 75 % de paraffine ; il nous a permis, après inclusion directe des plumes, des coupes allant jusqu'à 2 μ. Pour les observations courantes, nous avons utilisé une épaisseur de 5 μ (1).

Ces coupes sont menées sous les différents plans, soit transversalement, soit avec une orientation telle que les barbules soient coupées elles-mêmes transversalement. Nous avons observé nos coupes la plupart du temps sans aucune coloration, après les avoir montées au baume du Canada. Nous les avons cependant parfois colorées au Violet de gentiane alcoolique, acidifié par l'acide acétique, pendant un quart d'heure environ. Comme l'a reconnu Frank, cette méthode de coloration est supérieure à celle faisant agir l'acide picrique, car elle laisse mieux apparaître la microstructure que ce dernier corps a tendance à déformer.

A côté de ces techniques générales, couramment employées, nous avons fait appel pour quelques cas à des méthodes particulières ; nous en parlerons au cours de notre étude.

(1) Nous rappellerons que l'on trouve dans Langeron (Précis de Microscopie, Paris, 1942, p. 422), la formule du mélange dit d'Altmann, convenant pour les objets cassants, et composé de paraffine à 60°, de stéarine et de cire vierge, ces deux corps en moindre proportion. Notre formule s'en rapproche un peu.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

TERMINOLOGIE

Il n'existe que peu d'ouvrages français, généraux ou particuliers sur la structure du plumage ; la plupart des travaux y ayant trait sont rédigés en anglais et en allemand. Il nous paraît nécessaire dans ces conditions de définir, avant de pénétrer plus avant dans notre sujet, un certain nombre de termes que nous emploierons couramment et sur le sens desquels nous n'aurons ainsi plus à revenir.

Il faut remarquer que lorsqu'on parcourt l'ensemble de la littérature étrangère relative à ces questions, les auteurs sont loin d'être d'accord sur l'emploi des termes. Nous nous sommes servis pour les quelques définitions sommaires qui vont suivre de la terminologie telle qu'elle a été présentée par CHANDLER (1916), en tenant compte de celles de STRESEMANN (1927) et de SICK (1937). Nous n'indiquerons pour chaque terme que les principaux synonymes, ainsi que les équivalents anglais (angl.) et allemand (all.).

Il faut d'abord orienter la plume : on parlera de face *supérieure* (= *externe* ou *dorsale*) et *inférieure* (= *interne* ou *ventrale*) en considérant la position qu'elle occupe sur l'oiseau, la face supérieure étant à l'extérieur, la face inférieure étant celle qui est appliquée contre le corps de l'oiseau.

En général, les termes *externe* (= *extérieur*) et *interne* (= *intérieur*) sont appliqués aux éléments se trouvant soit à l'extérieur, soit à l'intérieur par rapport au plan médian de l'oiseau lui-même. Ces qualificatifs ne peuvent évidemment pas être appliqués avec cette même définition aux plumes de contour ; on les emploiera cependant dans ce cas en les appliquant aux éléments de plumes se trouvant le plus près, soit de l'extérieur, soit du centre de la plume considérée ; par exemple « barbule interne » désigne la barbule située le plus à l'intérieur, le plus près du rachis.

Basal (= *proximal*) et *terminal* (= *distal*) s'appliquent respectivement aux éléments placés près de la base de la plume (côté d'insertion), ou voisins du bord libre.

Le *rachis* (all. : *Kiel* ; angl. : *shaft*) est l'axe médian ou primaire de la plume servant à la fixer sur l'oiseau et portant l'ensemble des éléments de

Source : MNHN, Paris

la plume. Sa base souvent épaisse, renflée et creusée d'une large cavité médiane est le *calamus* (all. : *Spule*).

Le *vexille* (all. : *Federfahne* ; angl. : *vane*) désigne la portion de la plume se trouvant d'un côté du rachis ; ce terme ne s'applique qu'aux pennes.

La *barbe* (all. : *Federaste* ou *Ramus* ; angl. : *barb* ou *ramus*) est l'élément axial secondaire de la plume, s'insérant sur le rachis et portant les barbules. Nous réservons le nom de *ramus* à l'ensemble d'une barbe et de ses barbules. Les barbules situées du même côté d'une barbe forment le *vanulum*.

La *barbule* (all. : *Strahl* ou *Radius* ; angl. : *barbule*) est l'élément axial tertiaire de la plume, s'insérant sur la barbe ; c'en est en fait l'élément constitutif. Elle se compose schématiquement des portions suivantes, que représentent les deux figures ci-dessous (fig. 1 a et b) :

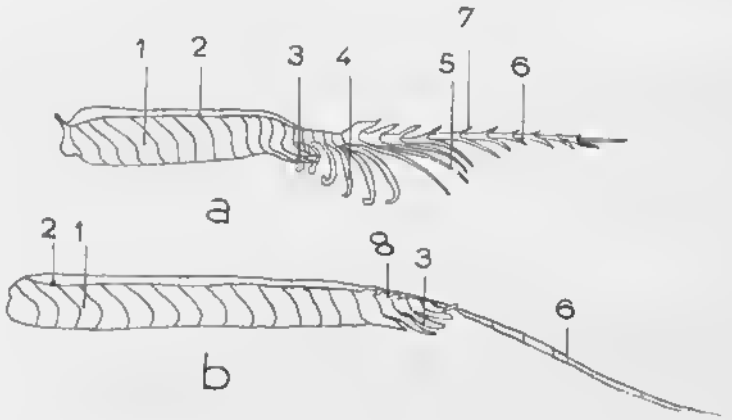

Fig. 1. — Schémas de barbules interne (*a*) et externe (*b*) : 1. Lamelle inférieure (lamelle basale) ; 2. Arête axiale ; 3. Dents ventrales ; 4. Hamulus ; 5. Cils ventraux ; 6. Pennulum ; 7. Cils dorsaux ; 8. Epines dorsales (d'après Chandler).

un axe dorsal plus ou moins renforcé, l'*arête axiale* (all. : *dorsale Kante* ; angl. : *flange*) portant de son côté ventral (1), entre elle et la barbe une *lamelle inférieure* (all. : *Basallamelle* ; angl. : *base* (2). Cette lamelle inférieure se termine souvent distalement par des expansions de forme variée, les *dents ventrales* (all. : *ventralen Zähnen* ; angl. : *ventral teeth*).

(1) En parlant de la barbule, on qualifie de *ventral* une partie (ou un organite) se trouvant à l'intérieur de l'angle formé par la barbe et l'arête axiale. On donnera par antithèse le nom de *dorsal* à toute partie se trouvant à l'opposé, du côté extérieur.

(2) Nous employons de préférence le terme « *lamelle inférieure* » au terme « *lamelle basale* », tel qu'il est compris par la plupart des auteurs, notamment étrangers. Les deux expressions sont en réalité équivalentes et désignent la même

Source : MNHN, Paris

A cette partie basale fait suite une partie plus ou moins effilée, formée d'articles successifs, le *pennulum* (all. et angl. : *pennulum*). Chacun de ses articles peut porter des appendices variés, soit ventraux, soit dorsaux. Les premiers segments ont souvent des crochets bien développés désignés sous le nom de *hamulus* (all. : *Hamulus* ; angl. : *hooklets*). En plus, il y a souvent des *cils ventraux* ou *dorsaux* (angl. : *ventral and dorsal cilia*).

L'arête axiale, principalement celle des barbules externes, présente souvent de petites pointes, les *épines dorsales* (all. : *Arretierungszähnchen* ; angl. : *dorsal spines*).

L'ensemble de ces appendices, véritables éléments axiaux quaternaires de la plume, est désigné sous le nom général de *barbicelles* (angl. : *barbicels*).

Ces termes étant couramment employés au cours de notre étude, nous prierons le lecteur de se reporter par la suite aux définitions très sommaires et aux schémas qui viennent d'en être donnés.

partie de la barbule. Mais au cours de notre étude, nous serons amenés à définir une lamelle surajoutée, nouvelle prolifération de l'arête axiale, à laquelle nous réservons le nom de *lamelle supérieure* (en raison de la position relative des deux lamelles), qui est propre aux Trochilidés et qui est également basale par rapport à l'ensemble de la barbule. Nous évitons ainsi des confusions possibles, ainsi qu'un illogisme manifeste. Nous tenons à souligner l'identité des termes « *lamelle basale* » des auteurs, et « *lamelle inférieure* », terme que nous emploierons ici.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

ASPECT GENERAL ET CARACTERISTIQUES MACROSCOPIQUES DES PLUMES DE TROCHILIDES

Le plumage des Trochilidés, d'aspect si souvent métallique, est caractéristique de ce groupe avien ; nous ne faisons pas seulement allusion à la différence qui existe dans sa coloration si particulière vis-à-vis de la plupart des oiseaux, mais également à la texture de ce plumage, même celle des plumes non métalliques.

Dans ce travail, nous parlerons principalement des plumes de contour ; les pennes, — rémiges et rectrices, — ont été déjà partiellement étudiées par différents auteurs et l'on trouvera dans une assez récente étude de H. Sick (1937) quantité de renseignements les concernant. La forme de l'aile et de chaque rémige en particulier est très spécialisée ; le vol vibré propre à ce type d'oiseau, au point de n'être retrouvé nulle part ailleurs, est corrélatif de modifications anatomiques destinées à donner à l'aile une rigidité et une cohésion externe. Leur étude déborderait du cadre que nous nous sommes assigné ; aussi n'y ferons-nous allusion que tout à fait accessoirement.

Le plumage de revêtement du Colibri est assez pauvre et n'est formé que d'un nombre relativement restreint de plumes. Il n'y a praliquement pas de duvet, celui-ci étant très fugace au cours du développement du jeune ; seules les bases des plumes ont une structure légèrement duveteuse. Les plumes elles-mêmes s'imbriquent les unes sur les autres très étroitement comme les tuiles d'un toit ; mais une plume manquante laisse un vide que les plumes adjacentes n'arrivent pas à combler.

Ce plumage pauvre est en général rigide et forme une sorte de bouclier. Ce caractère est cependant assez variable : très marqué chez les *Oreotrochilus*, ces habitants des hautes montagnes d'Amérique du Sud, où les plumes sont dures et cassantes, il existe tous les intermédiaires conduisant aux *Metallura*, où il est remarquablement mou. Il est d'ailleurs curieux de constater chez ces deux oiseaux de montagne des adaptations opposées : les *Oreotrochilus* semblent munis d'une cuirasse, alors que les *Metallura* ont

Source : MNHN, Paris

différencié un revêtement apparemment plus chaud et imperméable à l'humidité (J. Berlioz, 1944).

Lorsque nous examinons une plume séparée, nous pouvons y distinguer plusieurs régions plus ou moins définies (fig. 2 *a* et *b*). En allant de la base de la plume à la bordure, nous rencontrons successivement une région basale duveteuse ; puis une région colorée, terne ou simplement métallisée s'il s'agit d'une plume ordinaire, brillante et même parfois irisée dans le cas d'une plume écailleuse de parure. Entre les deux, se trouve une zone de passage, — ou région intermédiaire, — mal définie, où, pour avoir perdu la structure duveteuse, les barbules n'ont pas encore de coloration, si ce n'est une vague métallisation. A l'extrémité de la plume existe parfois une bordure non métallique le plus souvent réduite, très souvent absente dans le cas de plumes lumineuses. Nous n'y faisons qu'allusion ici, nous réservant pour une étude ultérieure plus complète.

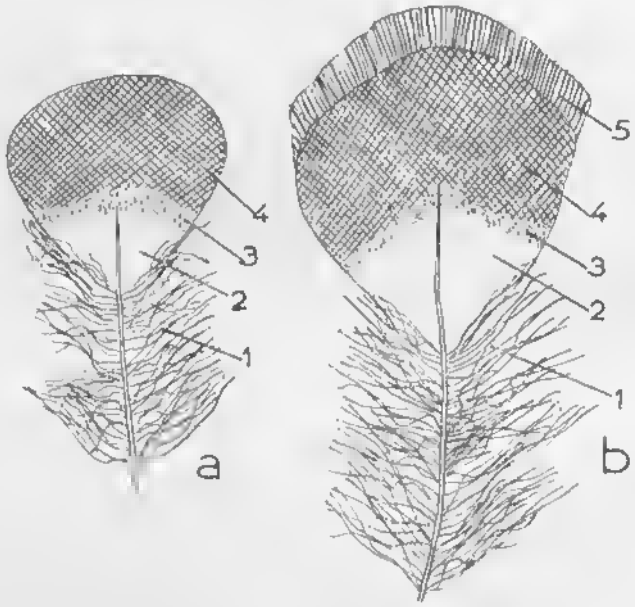

Fig. 2. — Schémas de plumes de la gorge de *Selasphorus rufus* (*a*) et du ventre de *Chalybura B. Buffoni* (*b*). A la base (1), zone duveteuse; en blanc (2), zone basale; en pointillé (3), zone intermédiaire; en quadrillé (4), zone brillante. La zone hachurée (5) dépassant la zone brillante de la plume de *Chalybura* représente les prolongements des barbes portant les barbules incolores (bordure blanchâtre).

L'axe de la plume est constitué par un rachis bien marqué, sur lequel viennent s'insérer les barbes portant les barbules. Ces barbes, du moins les plus distales, celles portant les barbules de la zone colorée, sont sensible-

Source : MNHN, Paris

ment parallèles à une certaine distance de leur point d'insertion. Elles portent de chaque côté une rangée de barbules formant un vanulum très homogène.

Lorsque nous examinons de telles plumes au point de vue de la couleur, nous pouvons de prime abord distinguer plusieurs catégories ; les unes ne montrent jamais d'éclat métallique ni de variations de teintes, quelle que soit l'incidence sous laquelle on les observe ; leur coloration varie du blanc au noir, avec une grande abondance de tons roux ou brun-noir ; les autres offrent une coloration métallique variable suivant l'incidence sous laquelle on les observe. Et là nous pouvons discerner plusieurs séries suivant les conditions sous lesquelles ces plumes se présentent. Les unes sont simplement métallisées, c'est-à-dire médiocrement brillantes, le plus souvent vertes, avec des teintes et des intensités variables. Leur optimum de luminosité est atteint quand on les observe presque perpendiculairement à leur surface, avec une légère obliquité vers leur bord distal. C'est le cas de la plupart des plumes « vertes » de contour si fréquentes chez les Oiseaux-mouches. Mais c'est aussi le cas des plumes dorsales des *Aglaeactis*, plumes qui sont pourtant beaucoup plus lumineuses, et qui s'allument quand l'oiseau est examiné d'arrière en avant.

Par contre un grand nombre de plumes de parure, on peut même dire la presque totalité, à part celles des *Aglaeactis* dont nous venons de parler, ne s' « allument » que lorsque la plume est examinée selon une certaine incidence, avec une obliquité plus ou moins grande, mais dirigée cette fois vers la base de la plume ; nous verrons plus loin à quelles particularités anatomiques cela correspond (voir p. 159). Ce sont là les plumes écailleuses typiques des Trochilidés.

Les plumes métalliques ont le plus souvent l'aspect de squames très homogènes, véritables petites plaques lumineuses. Cependant, quand on les examine à l'aide d'une forte loupe, on s'aperçoit déjà qu'elles sont loin d'être planes ; chacune d'entre elles se présente au contraire comme une série de gaufrages à angles plus ou moins ouverts. On constate que la barbe portant les barbules se trouve au fond de chaque angle rentrant, les barbules étant dirigées vers le haut et formant les côtés de l'angle. Les angles sortants sont souvent marqués sur leur arête par une petite ligne blanchâtre, déjà remarquée par Gould, et qui correspond aux pennulums, comme nous le verrons ultérieurement. Les angles plans constitués par les vanulums de chaque ramus sont d'ailleurs variables ; ainsi les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* et d'*Eugenes fulgens* sont parmi les plus nettement gaufrées, les vanulums faisant des angles accusés et assez aigus. Cet angle est plus obtus dans les plumes de la gorge d'*Heliangelus Clarissae*, dans les plumes du ventre des *Chalybura* (*Chal. B. Buffoni* et *Chal. B. caeruleigaster*), et devient presque plat chez *Helianthea helianthea* (ventre, supra-caudales et gorge) et *Selasphorus rufus* (gorge). Il est pour ainsi dire plat dans les plumes dorsales d'*Aglaeactis cupripennis*, de même que dans les plumes métal-

Source : MNHN, Paris

lisées et non lumineuses. Le schéma ci-dessous (fig. 3) donne une idée de ces variations.

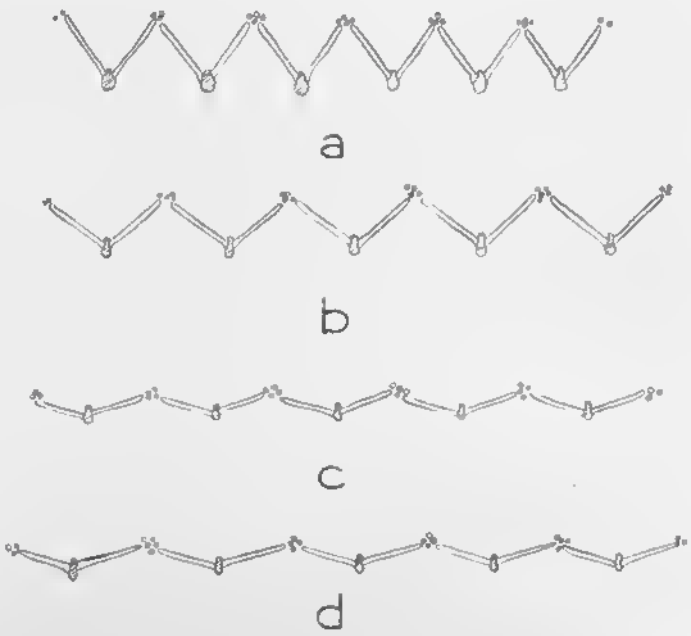

Fig. 3. — Schémas de coupes transversales de plumes de Trochilidés, montrant les angles plans que font les vanulums (gaufrage de la plume). *a*. Gorge de *Chrysolampis mosquitus*; *b*. Gorge d'*Heliangelus Clarissae*; *c*. Gorge de *Selasphorus rufus*; *d*. Dos d' *Iglauactis cupripennis*. (Les ronds placés entre les barbules opposées figurent les pennulums coupés transversalement, la section de la barbe est hachurée.)

Chaque vanulum apparaît comme extrêmement homogène, du moins dans le cas des plumes métalliques (les autres plumes dites filamenteuses ont souvent des barbules séparées les unes des autres, comme chez beaucoup d'autres oiseaux). Cette disposition est assez particulière au plumage métallique des Trochilidés.

Nous avons compté chez un certain nombre de types de Colibris le nombre de barbules par millimètre sur les barbes, pour des plumes métalliques et d'autres non métalliques ; il s'agit de barbules bien différenciées appartenant à la zone colorée de la plume. Nous indiquons dans le tableau ci-dessous (Tableau I) les nombres concernant les barbules externes et internes de chaque espèce ; ces nombres représentent la moyenne d'au moins 5 mesures. On peut se rendre compte du grand nombre de barbules par unité de longueur ; mais il n'existe cependant pas de chiffres fixes, et on observe une assez grande variation suivant les espèces ; d'ailleurs, pour une espèce

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I

Nombre de barbules et angles barbulaires.

Espèce	Partie du corps	Nombre de barbules pour 1 mm. de barbe externes	internes	Angles barbulaires externes	internes
Chr. mosquitus	Dos	42	46	54°	53°
Hel. helianthea	Dos	37	42	70°	73°
Chal. Buffoni	Dos	42	46	54°	63°
Agl. cupripennis	Dos	46	51	60°	83°
Hom. coeligena	Dos	28	35	40°	54°
Anthr. nigricollis	Gorge	37	46	30°	45 °
Chal. B. Buffoni	Ventre	42	46	41°	43°
Chal. B. caeruleigaster	Ventre	42	46	62°	63°
Bois. flavescens	Gorge (juv.)	37	42	42°	51°
Bois. flavescens	Gorge (ad.)	42	51	50°	65°
Thalurania furc. nigrofasciata	Gorge	51	56	40°	55°
Selasphorus rufus	Gorge	56	56	65°	75°
Chr. mosquitus	Gorge	37	39	38°	41°
Hel. helianthea	Gorge	42	42	21°	31°
Hel. helianthea	Ventre	37	46	66°	66°
Hel. helianthea	Supra-caudales	33	37	63°	65°
Eriog. vestita	Gorge	34	37	34°	34°
Eriog. vestita	Ventre	51	54	78°	78°

donnée, pour les plumes d'une même région du corps, on obtient souvent des nombres assez variables. On constate par contre un fait constant : le nombre de barbules internes est toujours supérieur au nombre de barbules externes, parfois même d'une dizaine d'unités par millimètre, le plus souvent cependant de 4 à 6 unités. On ne peut établir une relation entre le nombre de barbules et l'aspect extérieur de la plume ; ce nombre est indépendant de la luminosité et de la métallisation de la plume. Il n'y a d'ailleurs pas plus de relation avec la position systématique de l'oiseau en question.

Parmi tous les cas observés, l'un d'eux mérite une attention particulière ; c'est celui qu'offrent les *Homophania* (*H. coeligena*) chez qui le nombre de barbules tombe à un chiffre extrêmement bas (28 et 35), que

Source : MNHN, Paris

nous n'avons observé nulle part ailleurs pour les plumes du dos. Par contre, on compte dans les plumes de la gorge de *Selasphorus rufus* un grand nombre de barbules (56).

Quand on examine comparativement des plumes appartenant à différentes espèces de Trochilidés à un assez faible grossissement du microscope, on ne peut manquer d'être frappé par les angles différents que font les barbules au niveau de leur insertion sur la barbe, angle que nous désignons sous le nom d'*angle barbulaire* ; la figure ci-jointe donne une idée précise de la manière dont on peut définir cet angle (fig. 4).

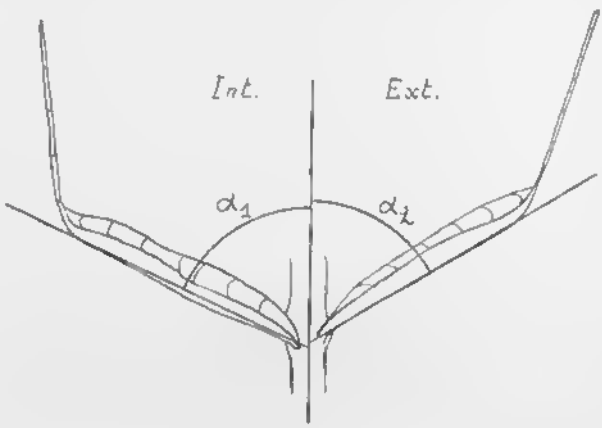

Fig. 4. — Schéma de l'insertion de deux barbules, montrant comment sont mesurés les angles barbulaires internes (α_1) et externe (α_2).

Nous avons mesuré cet angle pour les mêmes plumes sur lesquelles nous avons compté le nombre de barbules, en envisageant à la fois l'angle barbulaire externe et l'angle barbulaire interne (sur les barbules externes et internes). Les chiffres figurant sur le tableau I représentent la moyenne de 5 mesures, car comme pour le nombre de barbules, on observe une certaine variation dans le cadre d'une même sorte de plumes.

Nous constatons en premier lieu que l'angle barbulaire externe est toujours plus fermé que l'angle barbulaire interne, autrement dit que la barbule externe est toujours plus inclinée vers la barbe que la barbule interne. Il n'y a pas de relation entre cette inclinaison et l'aspect extérieur de la plume, les barbules très colorées étant parfois plus obliques par rapport à la barbe, mais ceci n'est qu'une approximation, car nombreuses sont les barbules brillantes peu inclinées vers la barbe (par exemple les supra-caudales d'*Eriocnemis aestita*). Il n'y a pas de relation entre le nombre de barbules et l'inclinaison de celles-ci par rapport à la barbe (angle barbulaire).

Même en examinant diverses plumes de Trochilidés à l'aide d'une simple

Source : MNHN, Paris

loupe, on constate des variations dans la largeur des vanulums ; nous avons mesuré la longueur d'un certain nombre de barbules des plumes des mêmes espèces que celles qui sont figurées dans le tableau I, en prenant comme unité la longueur de la lamelle différenciée, depuis son point d'insertion sur la barbe jusqu'à la naissance du pennulum (on verra plus loin que seul ce segment correspond à la partie « brillante » de la barbule). Nous avons résumé les résultats d'au moins 5 mesures dans le tableau II.

TABLEAU II

Longueur des barbules de différents types de plumes de Trochilidés

Ont été mesurées les longueurs des lamelles basales, du point d'insertion sur la barbe jusqu'à la base du pennulum ; longueurs approximatives par suite de l'inclinaison des barbules par rapport au plan horizontal.

Longueurs en 1/100 de mm.

Espèce	Partie du corps	Longueur de la barbule externe	interne
Chr. mosquitus	Dos	21	16
Chal. B. Buffoni	Dos	18	14
Aglaeactis cupripennis	Dos	18	15
Hom. coeligena	Dos	20	18
Chal. B. Buffoni	Ventre	14	13
Chal. B. caerulaigaster	Ventre	16	12
Boie. flavescens	Gorge	14	12
Selasphorus rufus	Gorge	16	14
Chr. mosquitus	Gorge	12	11
Hel. hellanthea	Gorge	25	21
Hel. hellanthea	Ventre	16	14
Hel. hellanthea	Supra-caudales	21	15
Erioc. vestita	Gorge	18	16
Erion. vestita	Ventre	20	18
Erioc. vestita	Supra-caudales	20	18
Thalurania furc. nigrofasciata	Gorge	11	10

On remarque que la barbule externe est toujours plus longue que la barbule interne (nous verrons à quoi cela correspond). La différence de lon-

Source : MNHN, Paris

gueur est d'ailleurs elle-même variable suivant les espèces, car si elle est de 0,05 mm. par exemple chez *Chrysolampis mosquitus* (plume de la gorge), elle n'est plus que de 0,02 mm. chez quelques autres espèces.

Ce tableau permet de constater d'une manière plus nette la variation qui existe dans la largeur des vanulums. Les chiffres que nous donnons n'ont d'ailleurs qu'une valeur relative, car pour apprécier la largeur réelle des vanulums, il faut tenir compte de l'inclinaison des barbules par rapport à l'axe médian (barbe). C'est ainsi que les plumes bleues de la gorge d'*Heliantheа heliantheа* ont un vanulum relativement étroit, malgré la longueur des barbules, par suite de la forte inclinaison de celles ci sur l'axe (barbe).

D'autres ont des barbules peu allongées, et malgré la faible inclinaison de celles-ci sur l'axe, il en résulte un vanulum étroit.

On peut se demander quelle est l'importance de faits en apparence aussi minimes sur l'aspect général de la plume ; ils sont en réalité des plus importants et c'est de leur ensemble que résulte précisément la multiplicité d'aspects qui caractérisent les plages si vivement colorées des Trochilidés. Nous envisagerons les incidences de tous ces détails quand nous aurons vu les caractéristiques morphologiques et physiques des barbules.

Il nous faut cependant remarquer dès maintenant que ce n'est pas par une multiplication des barbules qu'est obtenu l'aspect compact des plumes écailleuses de Trochilidés : on a souvent les mêmes chiffres pour des plumes lumineuses et des plumes ternes non métallisées. Les valeurs indiquées ci-dessus sont d'ailleurs du même ordre que celles qu'ont indiquées les auteurs pour les plumes d'autres oiseaux. Nous verrons que c'est par un élargissement des barbules, et la différenciation propre de celles-ci, qu'est obtenu l'effet squameux.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

ETUDE MICROSCOPIQUE DES DIFFERENTS TYPES DE PLUMES DE TROCHILIDES

Sachant comment est constituée une plume, nous sommes en état de passer à l'étude de la structure des éléments qui la composent. Nous étudierons principalement la structure des plumes de contour, aussi bien des plumes non brillantes que des plumes lumineuses. Nous ne parlerons ensuite qu'assez brièvement des pennes, en signalant les variations d'ordre chromatique susceptibles d'y être observées.

Les différents genres de plumes que nous étudierons successivement peuvent tous se ramener au même schéma ; nous commencerons en conséquence par un type relativement simple, se rapprochant beaucoup du schéma primitif tel qu'on le rencontre chez beaucoup d'oiseaux ; c'est à partir de lui que nous examinerons la structure de plus en plus complexe des différentes plumes de Trochilidés, nous efforçant de déceler la relation qui peut exister entre l'apparence extérieure et la macrostructure d'une part, la microstructure de l'élément constitutif d'autre part.

En anticipant un peu sur ce que nous dirons plus loin, — et la simple observation des Colibris nous amène déjà à cette affirmation —, nous constaterons que nous avons affaire, dans la différenciation complexe de leur plumage, à une coloration *physique* de la plume ; à l'inverse des couleurs provenant de pigments graisseux, dont le siège se trouve dans la barbe ou dans les bases des barbules, cette coloration physique est avant tout une coloration barbulaire, c'est-à-dire provient de modifications dans la microstructure des barbules et de leurs lamelles cornées. Nous avons déjà vu l'importance considérable que jouent ces petits éléments tertiaires, les barbes n'ayant là qu'un rôle de soutien. On sait que c'est exactement le contraire, non seulement dans les plumes à pigment graisseux, mais aussi dans toutes les plumes « bleues » ou de couleur contenant spectralement du bleu : ce que les auteurs allemands appellent « *structure bleue* » (« *Blaustruktur* ») est exclusivement à rechercher dans la barbe des plumes en question (FRANK, 1939). Dans ces conditions on ne s'étonnera pas de voir la barbule occuper une place de premier plan dans notre étude.

Nous étudierons d'abord la barbe. Nous passerons ensuite aux barbules, en commençant par celles des plumes d'aspect terne, puis celles des plumes

Source : MNHN, Paris

d'aspect métallisé et enfin celles des plumes lumineuses, qui sont les plumes écailleuses les plus évoluées parmi les Trochilidés, en parcourant ainsi les principaux échelons de complexité que l'on peut distinguer dans la différenciation de leur plumage. Nous nous arrêterons ensuite à la microstructure des éléments colorés, avant de passer à l'étude de la cohésion entre les différentes barbules. Les phénomènes chromatiques ayant lieu dans les pennes et la morphologie des grains de pigment feront l'objet de nos deux derniers paragraphes.

A. STRUCTURE DE LA BARBE

Nous avons déjà dit que la barbe ne joue guère de rôle dans la colora-

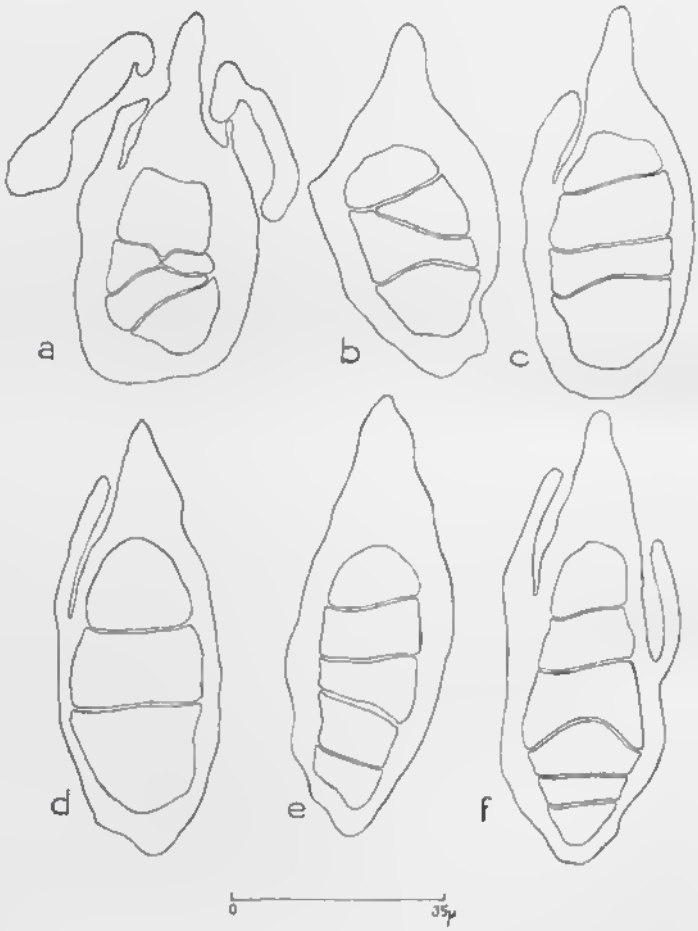

Fig. 5. — Coupes transversales de barbe de plume ventrale de *Chalybura B. Buffoni*. Evolution selon la région intéressée par la coupe : *a*, *b*, au niveau de la bordure; *c*, *d*, dans la région intermédiaire; *e*, *f*, dans la région basale.

Source : MNHN, Paris

tion proprement dite de la plume de Trochilidé. Sa surface est extrêmement réduite proportionnellement à celle qu'offrent les barbules. De plus, observées en éclairage réfléchi, elle n'offre aucune coloration particulière si ce n'est une vague luminescence brun-jaunâtre.

Sa structure apparaît bien sur les coupes transversales que nous avons pratiquées sur les plumes d'un certain nombre d'espèces. Disons tout de suite que ces barbes n'offrent rien de bien particulier et ressemblent dans les grandes lignes à celles que l'on observe dans toutes sortes de types d'oiseaux.

Prenons comme exemple une plume ventrale de *Chalybura B. Buffoni.* (fig. 5). La structure varie selon le niveau auquel on se trouve :

1° Dans la zone brillante, la coupe transversale montre une barbe sensiblement piriforme, formée d'un corps central surmonté d'une expansion pointue. Le corps central présente en son milieu une moelle lacuneuse, formée de grandes « cellules » emplies d'air. Le pigment est réparti très irrégulièrement dans la barbe, et ne se trouve en grande abondance que dans la partie supérieure. Il se présente sous la forme de gros grains allongés ou arrondis.

Dans les coupes de barbe menées à ce niveau, trois particularités sont à remarquer : l'aspect général, piriforme de la section transversale, l'épaisseur relativement très grande de la paroi du corps central (la moelle est relativement peu développée) ; enfin les gros grains de pigment.

2° Lorsqu'on mène une coupe dans la base de la région brillante, on observe une modification assez nette ; la forme générale de la barbe reste la même, mais la moelle prend une importance de plus en plus grande, la paroi solide est moins épaisse. La pigmentation subsiste.

Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la base de la plume, en particulier dans la région intermédiaire, on constate que la moelle prend de plus en plus d'importance. En même temps que la forme générale se modifie, la section de la barbe perd sa forme de poire et devient elliptique. La moelle est formée d'un nombre de cellules plus grand (de 4 à 5 cellules), le plus souvent disposées en files. La pigmentation a presque disparu et on n'aperçoit que quelques grains de pigment rassemblés dans la partie supérieure.

Nous avons étudié parallèlement la forme de la barbe chez quelques autres plumes, et avons constaté une évolution analogue. Il existe cependant des différences dans la forme générale ; la barbe est souvent cylindrique, présentant cependant toujours dans la partie supérieure une expansion pigmentée.

Dans les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (fig. 6 b) la coupe de la barbe dans la zone brillante est souvent analogue à celle observée chez *Chalybura* ; elle est souvent aussi plus triangulaire dans sa partie supérieure. Cette forme devient presque constante chez *Helianthea helian-*

Source : MNHN, Paris

thea (ventre) (fig. 6 a). La barbe a une forme assez particulière, ronde dans sa partie inférieure, triangulaire dans sa partie supérieure. On peut dire en gros qu'elle ressemble à un prisme triangulaire isocèle sur la base duquel on aurait décrit un demi-cylindre, au niveau de la zone lumineuse. Lorsqu'on va du bord de la plume vers sa base, on constate une évolution analogue à celle que nous avons observée chez *Chalybura B. Buffoni*.

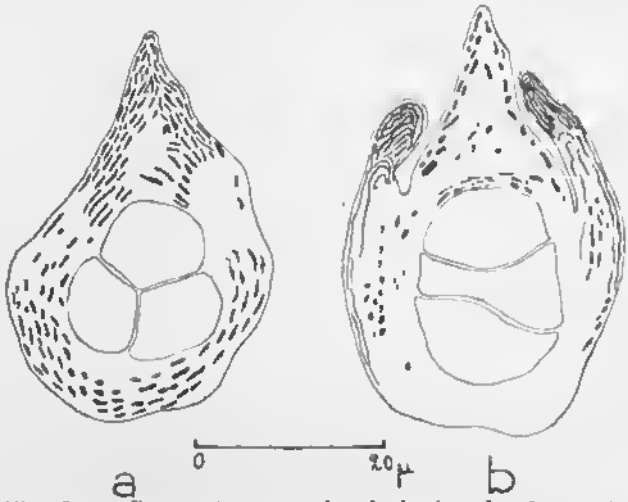

Fig. 6. — Coupes transversales de barbes de plumes du ventre d'*Helianthea helianthea* (*a*) et de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (*b*), au niveau de la zone brillante, avec représentation de la pigmentation.

En gras nous pouvons considérer que la barbe des plumes brillantes de Trochilidés varie lorsqu'on se déplace de la bordure à la base, étant soit triangulaire dans sa partie supérieure (sur une coupe transversale), soit surmontée d'une expansion assez aiguë, et devenant elliptique dans les zones intermédiaire et basale. La paroi solide est très épaisse dans sa partie terminale et s'amincit au profit de la moelle dans la zone basale.

Nous avons également observé des coupes menées transversalement dans les plumes du dos d'*Aglaeactis cupripennis* ; la barbe montre une forme assez semblable à celles que nous avons décrites jusqu'ici. Elle est cependant beaucoup plus allongée et est surmontée d'un appendice énorme, aussi long que la partie centrale. Cette forme, qui rappelle celle que Spöttel avait décrite chez *Columba livia*, mais en beaucoup plus accusé, est d'ailleurs surtout manifeste dans sa partie terminale, au voisinage de la bordure de la plume. Lorsqu'on se rapproche de la base, cet aspect piriforme tend à s'aplatir, la partie basale se renfle, devient globuleuse ; l'appendice supérieur reste cependant considérable.

Nous avons examiné comparativement des coupes transversales menées

Source : MNHN, Paris

dans des plumes dorsales non lumineuses de *Chrysolampis* et d'*Eriocnemis vestita*. Malgré l'aspect extérieur très différent de ces plumes, par rapport à celui de la précédente, nous avons trouvé sur ces coupes des formes analogues à celles que nous venons de décrire sur *Aglaeactis cupripennis*.

Nous ne pouvons qu'insister sur l'analogie qui existe entre les plumes que nous venons d'examiner en dernier lieu. Cela confirme l'opinion qu'on se fera après l'étude des barbules, et même par celle de la morphologie générale de la plume : dans toutes les parties des plumes d'*Aglaeactis*, même des plumes d'apparence lumineuse, existent des analogies avec les plumes ordinaires non lumineuses.

Au contraire, les plumes lumineuses autres que celles des *Aglaeactis* nous paraissent différenciées dans un tout autre sens. Les sections des barbes de ces plumes sont globuleuses, renflées et leur prolongement supérieur, véritable arête, n'est que peu accusé. Il y a évidemment des variations, mais jamais nous n'avons observé d'expansion aussi développée que chez *Aglaeactis*. Ce sont là certes des différences de détail, mais suffisamment constantes pour qu'on en tienne compte.

Fig. 7. — Coupe transversale de barbe de plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis* (au niveau de la zone brillante).

Nous n'avons parlé jusqu'ici que de la barbe proprement dite ; voyons comment s'insèrent les barbules sur ce support. Faisons tout de suite remarquer qu'il n'y a pas à ce point de vue de différences notables entre barbules de la zone brillante et barbules de la zone basale. Sur une coupe transversale (fig. 9), la barbule apparaît comme une sorte de « bour-

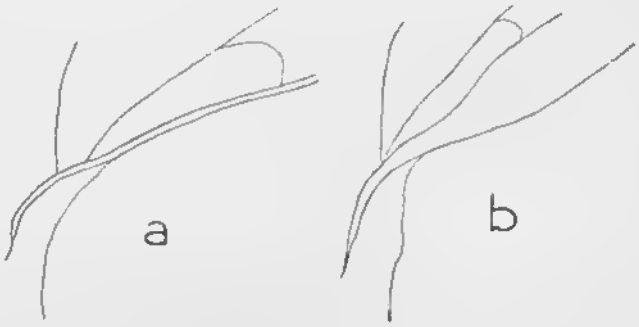

Fig. 8. — Insertion des barbules sur la barbe. — a. Dans le cas d'une barbule sans lamelle supérieure (plume dorsale de *Chalybura B. Buffoni*) ; — b. Dans le cas d'une barbule avec lamelle supérieure, supra-caudale d'*Eriocnemis vestita*). Voir signification de « lamelle supérieure » plus loin.

Source : MNHN, Paris

geon interne » dans la paroi du corps central. Puis la barbule se libère dans sa partie supérieure. La fissure qui sépare cette partie de la barbe va en s'élargissant et en descendant vers la partie inférieure de la barbe. La partie supérieure de la barbule est alors bien différenciée au point de vue optique et montre déjà des lamellules assez nettement stratifiées.

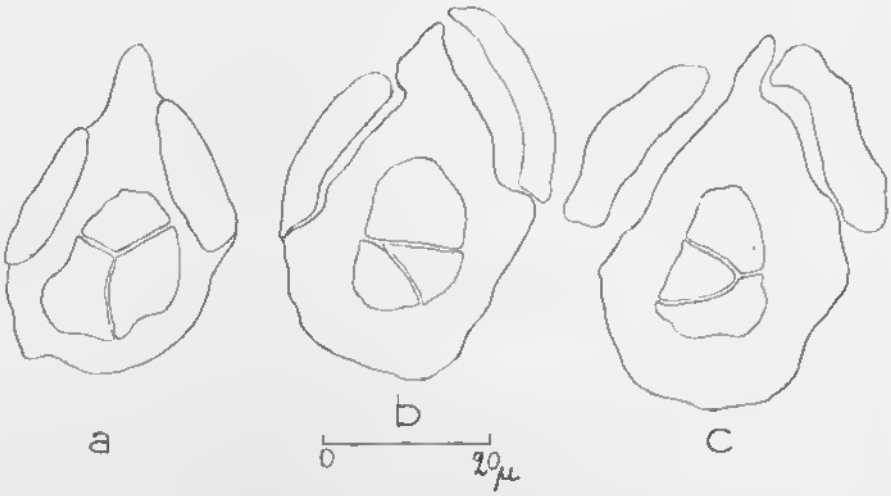

Fig. 9. — Coupes transversales de barbe de plume ventrale d'*Helianthea helianthea*, montrant l'insertion des barbules (au niveau de la zone brillante). — *a*, *b*, *c*, stades successifs de la séparation des barbules.

On observe parfois une légère variante, en particulier chez *Chalybura B. Buffoni* ; il ne se forme pas cette sorte de bourgeon interne, mais la barbule apparaît comme une languette au tiers supérieur de la barbe (sur une coupe !), languette qui se développe progressivement en élargissant la fissure qui la sépare de la barbe et en l'élendant vers le bas. La pigmentation et la différenciation lamellaire apparaissent progressivement et non point aussi rapidement que dans le cas précédent.

La base de la barbule, une fois séparée de la barbe, la recouvre souvent dans sa partie supérieure. Cet aspect est très visible quand on observe une plume par sa face supérieure à un grossissement assez faible. Il s'explique aisément quand on voit une coupe transversale menée à un niveau convenable dans la barbule.

Lorsque nous comparons ce que nous avons observé chez les Trochilidés avec ce que l'on connaît chez les autres oiseaux, en particulier chez *Columba livia*, où la structure des plumes a été étudiée par Haecker (1901) et surtout Spöttel (1914), nous constatons qu'au fond il n'y a pas de différences sensibles, essentielles, entre les barbes de ces deux types de plumes. Nous n'en avons pas observées qui présentaient une section triangulaire telle que

Source : MNHN, Paris

Spottel en a observée chez *Columba livia* ; ceci n'est toutefois qu'une différence de détail.

Il est assez rationnel de ne constater que de faibles différences de détail entre les barbes de Trochilidés et celles des autres oiseaux, malgré les profondes différences qui distinguent leurs plumes de celles de tous les autres. Le rôle de ces barbes se borne en effet à porter les barbules ; elles ne contribuent en rien à la coloration qui est entièrement assurée par celles-ci.

Haecker (1901) ayant soulevé la question de l'importance systématique de la forme de la barbe, Spöttel avait déjà donné des exemples montrant l'extrême variabilité de la section de la barbe et la similitude d'aspect qu'on observe entre des groupes d'oiseaux n'ayant manifestement aucune affinité.

Nous en avons une nouvelle preuve ici. Nous retrouvons chez les Trochilidés des barbes ayant en coupe des formes de poire, comme chez *Columba livia* et même d'autres oiseaux très divers (*Falco, Turdus*). D'autre part, nous avons vu qu'il existe dans le cadre même des Trochilidés des aspects assez différents de la section des barbes. La forme des grains de pigment est elle-même en tous points semblable, quel que soit le type d'oiseau envisagé.

B. STRUCTURE DES BARBULES DANS LES PLUMES DE CONTOUR

1. Type primitif : plumes non métalliques.

Il existe quelques types de Trochilidés chez lesquels la coloration non brillante du plumage est semblable à celle de beaucoup d'autres oiseaux. Ces colorations sont généralement soit blanchâtres (ou mêmes blanches), soit noires, le plus souvent encore brunâtres, variant du beige au brun foncé. Examinons brièvement la structure de telles plumes.

Nous avons examiné en premier lieu les plumes qui forment la large plage blanche de la poitrine d'*Heliantheа torquata* (fig. 10 a) et celles de la bande jugulaire des *Heliangelus* ; elles ont une structure des barbules extrêmement simple, classique dirions-nous. La lamelle inférieure est bien développée, le pennulum est normalement allongé et porte quelques cils ventraux. Il n'y a évidemment pas trace de pigment ; la vague coloration jaunâtre aperçue au microscope est due à la substance cornée elle-même.

Quand nous examinons les plumes brunes (fig. 10 *b* et *c*), nous constatons aucune modification dans la morphologie de leurs barbules qui restent semblables au type classique quelle que soit l'intensité de la coloration. Les barbules présentent toujours une lamelle inférieure bien développée, siège de la coloration. On y distingue des grains de pigment chargés de phaeomélanine, de densité et d'intensité de coloration assez variables suivant la plume à laquelle on a affaire. Il n'y a aucune différenciation complémentaire ; l'arête axiale est peu marquée et se prolonge par un pen-

Source : MNHN, Paris

nulum normalement développé. La lamelle inférieure, qui est presque à elle seule le vecteur de la pigmentation de la plume, persiste même dans les barbules les plus distales de chaque barbe.

Nous avons retrouvé une telle structure dans toutes les plumes que nous avons examinées; la seule variation observée concerne l'orientation du pennulum, qui, orienté de manière à ne présenter que sa tranche quand on examine la plume par sa face supérieure, dans le cas de plumes peu pigmen-

Fig. 10. — Barbules de plumes non métallisées. Collier blanc d'*Helianthea torquata*, barbule externe (*a*); ventre de *Glaucis tomineo*, barbule interne (*b*) et externe (*c*).

Source : MNHN, Paris

tées, est souvent dans le même plan que la lamelle inférieure (c'est-à-dire que la plume) dans le cas de plumes plus riches en mélanine.

Ce type de plume se trouve en particulier dans les espèces peu brillantes que l'on désigne sous le nom d' « ermites » (*Phaethornis, Glaucis,...*), ou chez les jeunes et les femelles d'un certain nombre d'autres dont le mâle adulte présente des plumes lumineuses.

Les plumes nettement grises sont plus rares chez les Trochilidés ; nous les avons étudiées en prenant comme exemple les plumes ventrales de *Phaethornis Guyi* qui sont d'un gris assez foncé, cette coloration étant due à de l'eumélanine (fig. 11). La structure morphologique de ce type de plume est un peu différente de la précédente. Si les barbules les plus basales du ramus sont sensiblement de même forme, avec une lamelle inférieure bien développée, on constate que cette dernière partie va régresser dans une assez notable mesure au profit du pennulum. Mais c'est la répartition du pigment mélanique qui offre la différenciation la plus intéressante. Celui-ci se localise en effet dans la partie terminale de chaque barbule, cette localisation tendant à s'accentuer quand on envisage des barbules de plus en plus distales. Cette disposition correspond à la *localisation apicale* de FRANK (« *apikale Anordnung* »), telle qu'on la trouve dans les plumes grises ou noires de beaucoup d'oiseaux de groupes supérieurs, et en particulier chez les Martinets et la grande majorité des Passereaux.

Les plumes formant la large bande noire s'étendant sur la gorge et la poitrine d'*Anthracothorax nigricollis* présentent des modifications assez particulières. Elles sont d'un noir profond, mais avec quelques reflets bleutés ; de plus, leur texture paraît dès le premier abord assez spéciale : elles semblent formées d'éléments dissociés (un peu ce que les auteurs de langue anglaise qualifient de « hair like »). Vues à un assez fort grossissement, les barbules basales de chaque ramus se montrent formées d'une lamelle inférieure très pigmentée, portée par une arête axiale normale, terminée par un pennulum assez large et lui aussi chargé de mélanine ; il porte çà et là des cils ventraux bien dé-

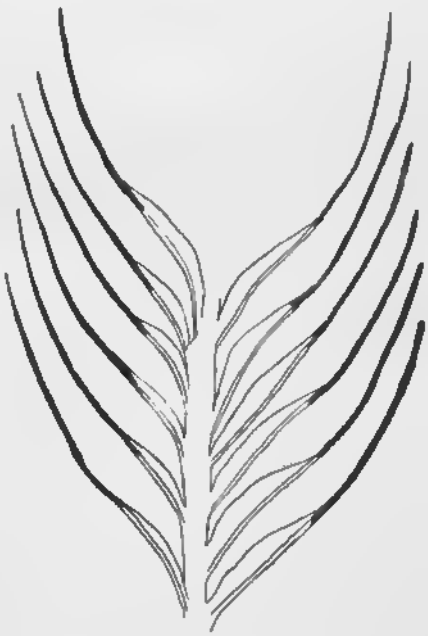

Fig. 11. — Portion d'une barbe avec barbules d'une plume ventrale de *Phaethornis Guyi* (en noir, parties pigmentées (mélanine). (Demi-schématique.)

Source : MNHN, Paris

Fig. 12. — Barbule d'une plume noire de la gorge d'*Anthracothorax nigricollis*.

veloppés. En examinant des barbules de plus en plus distales, on remarque que la lamelle inférieure régresse de plus en plus, devient de plus en plus étroite, puis sa longueur diminue rapidement ; corrélativement le pennulum s'allonge, s'élargit, se pigmente de plus en plus. La barbule, dans les zones médiale et terminale de la plume, n'est en fait formée que du pennulum élargi, orienté presque perpendiculairement au plan général de la plume. Ce pennulum présente du côté ventral quelques cils très épais. Il est extrêmement pigmenté sur toute sa longueur (fig. 12).

Lorsqu'on examine des coupes transversales menées à travers de telles barbules (fig. 13), on observe une arête axiale bien marquée pour les barbules proximales ; par contre, celle-ci n'apparaît plus sur les coupes de barbules distales. La structure est encore feuilletée, ce qui explique le vague éclat bleuté de ces plumes, mais la mélanine a envahi la totalité des espèces libres et forme une série de couches très épaisses et homogènes ; nous en reparlerons d'ailleurs (voir p. 183).

La structure d'une telle plume explique aisément l'aspect présenté au premier abord ; on conçoit qu'il ne puisse y avoir de cohésion entre ses différents éléments. La modification que nous venons de voir est assez remarquable chez les Trochilidés, car il s'agit d'une modification distale de la barbule, intéressant le pennulum.

Chez la même espèce, les plumes situées dans la bordure intermédiaire de la région noire, vers les côtés qui sont bleu-vert, ont souvent, avec une base noire, une plage terminale brillante. On constate entre les barbules « noires » et les premières barbules brillantes, le long d'une même barbe, une série de barbules intermédiaires montrant la différenciation d'une lamelle inférieure, puis d'une lamelle supérieure, comme dans les cas que nous verrons ultérieurement. La lamelle inférieure reste extrêmement pig-

Source : MNHN, Paris

mentée, ainsi que le pennulum qui conserve une proportion beaucoup plus considérable que chez les autres barbules brillantes.

Toutes les plumes noires rencontrées chez les Trochilidés n'ont cependant pas la même morphologie. Il est à ce propos intéressant d'étudier comparativement les plumes noires d'*Heliantlhea torquata*. Nous constatons que les modifications observées chez l'*Anthracothorax nigricollis* ne se manifestent pas ici, et que c'est seulement la lamelle inférieure qui se différencie en se chargeant de pigment noir. En somme, dans le cas présent, les barbules les plus distales présentent une structure à peu de choses près semblable au cas habituel des plumes non métalliques présenté ci-dessus.

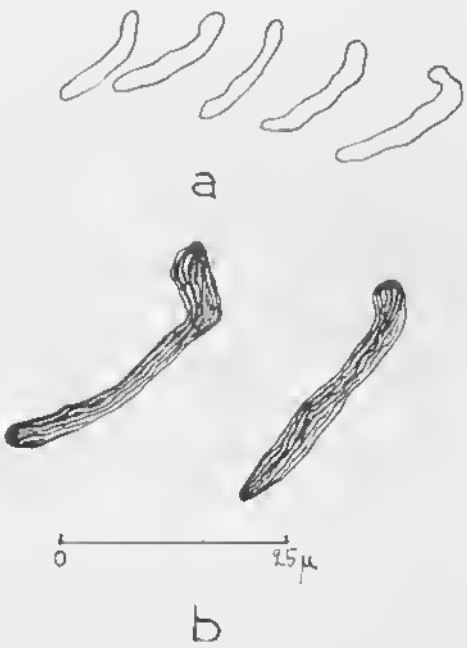

Fig. 13. — Coupes transversales de barbules d'une plume de la gorge d'*Anthracothorax nigricollis*. — *a*. Schéma d'une série de barbules successives en position naturelle; — *b*. Coupes de barbules fortement grossies, montrant la structure fine; à gauche, coupe passant assez près de l'insertion sur la barbe, avec une arête axiale encore indiquée; à droite, coupe passant distalement, avec une arête axiale presque entièrement disparue.

Nous avons dit que les plumes duveteuses étaient rares chez les Trochilidés; il en existe cependant, en particulier autour des pattes de certains d'entre eux, comme c'est le cas des *Eriocnemis* (c'est d'ailleurs la particularité à laquelle ils doivent leur nom). Ces plumes assez particulières, presque toujours d'un blanc pur, sont entièrement duveteuses; comme dans tout duvet, le pennulum des barbules est formé d'articles successifs terminés souvent par de petites pointes. Ces articles, de plus en plus courts au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité distale, sont différents de ceux que l'on observe chez les barbules duveteuses de la zone basale colorée des plumes de contour : on verra que ceux-ci ont une forme de clous, dont la tête est fortement distendue par la mélanine qui s'y accumule.

Ce pennulum est porté par une lamelle inférieure bien développée, tordue à ses 2/3 distaux, et porte à sa base des proliférations cornées que nous appellerons *villi* avec CHANDLER.

Ce dernier auteur a d'ailleurs comparé les barbules duveteuses des plumes à leurs homologues des autres groupes, et a montré qu'elles étaient assez différentes de toutes celles que l'on observe chez les oiseaux si l'on

Source : MNHN, Paris

excepte les Piciformes et les Passereaux. La base est, en effet, assez particulière, ayant un développement considérable comme on le constate chez toutes les espèces envisagées (cf. p. 250).

En ce qui concerne le plumage des femelles, on sait qu'il est des espèces de Trochilidés chez lesquelles les deux sexes ont un plumage presque uniformément formé de plumes ternes ; d'autres, par contre, où le dimorphisme sexuel est extrême, les femelles présentant des couleurs infiniment moins vives que les mâles ; les plages lumineuses de ces derniers sont remplacées par des étendues de couleur neutre et terne ; d'autres, enfin, où les deux sexes sont également brillants dans leur parure, et cela même dans les groupes les plus intensément lumineux. Des observateurs dignes de foi ont donné des détails sur des espèces réputées depuis longtemps dimorphiques, et dont ils ont cependant prouvé une assez remarquable similitude des sexes.

Après les observations de Butler et de Van Rossem, on peut admettre que la dissemblance apparente entre les sexes est due au fait que le mâle acquiert beaucoup plus rapidement le plumage d'adulte que la femelle, chez qui la transformation du plumage juvénile serait beaucoup plus lente. Il s'agit probablement d'influences hormonales d'ordre sexuel ; cependant cette évolution n'est absolument pas assimilable à ce que l'on observe parfois chez les oiseaux, — et même chez les Mammifères, — où les femelles âgées, à la fin de leur vie génitale, se masculinisent et tendent vers le type mâle par suite d'un arrêt de la sécrétion des hormones femelles. Dans le cas qui nous occupe, il s'agit de femelles en pleine activité sexuelle.

En examinant des plumes de femelles provenant d'une région du plumage qui présente des couleurs métalliques chez le mâle, on constate que ces plumes sont très peu différenciées, et ressemblent en tous points à celles que nous venons de décrire en parlant des plumes non lumineuses.

Lorsqu'on examine des coupes menées transversalement au niveau de la lamelle inférieure, on constate que la microstructure de cette partie est extrêmement simple. Nous sommes en présence d'une succession de quelques lamellules cornées, irrégulièrement superposées, entre lesquelles sont disposées les grains de pigment mélanique. Nous verrons que c'est à une structure beaucoup plus différenciée que nous aurons affaire dans le cas des plumes lumineuses.

Il est des plumes qui ne présentent strictement aucun reflet métallique et qui restent parfaitement ternes ; mais d'autres, au contraire, offrent de légers indices de métallisation, s'accentuant principalement chez les mâles très adultes ; on décèle parfois chez ceux-ci une vague luminescence qui paraît se surajouter à la coloration terne formant le fond. C'est en particulier le cas des vieux spécimens de *Glaucis* et certains *Phaetornis*. En coupe transversale, la lamelle inférieure des barbules de telles plumes se présente comme celle que nous venons de décrire ; mais on ne peut manquer d'y remarquer une régularité un peu plus grande des lamellules cornées, régu-

Source : MNHN, Paris

larité qui semble indiquer le début d'une différenciation à laquelle nous assisterons dans les plumes nettement métaltisées.

2. Types différenciés.

Connaissant la morphologie des plumes ternes des Oiseaux-mouches, nous aborderons ensuite l'étude de leurs plumes brillantes, dont on peut distinguer dans l'ensemble deux stades de complexité dans la différenciation : d'abord les plumes d'aspect simplement métallisé, qu'on peut considérer comme constituant un intermédiaire au type de plume que nous venons de voir, ensuite les plumes lumineuses proprement dites.

a. Plume dorsale d'*Helianthea helianthea*.

A titre d'exemple concernant le type de plume le plus fréquent chez les Trochilidés, considérons d'abord les plumes dorsales d'*Helianthea helianthea* dont la coloration vert métallisé est celle d'un grand nombre d'autres espèces, au point que Miss Newbigin (1896) considère cette coloration comme fondamentale et typique chez cette famille d'oiseaux.

Examinée à un faible grossissement, une de ces plumes paraît comme nettement formée de 3 parties :

1° *Partie basale ou duveteuse.* Cette partie comprend toute la base de la plume et est comparable à celle que l'on observe chez tous les oiseaux, avec des degrés de développement très divers cependant. Les barbes de la plume portent des barbules spécialisées et curieusement développées. Chacune de ces barbules est formée des parties suivantes :

a) d'abord une *arête axiale* peu développée et légèrement pigmentée. Du côté interne s'étend

b) la *lamelle inférieure*, élargie dès sa base, mince et très peu pigmentée ; elle porte de petites proliférations cornées vers son milieu, auxquelles on donne le nom de *villi*. La mélanine s'y trouve sous forme de gros grains, qui, examinés en lumière transmise, paraissent d'un brun assez variable. Cette lamelle inférieure s'effile vers son extrémité distale, finit par se confondre avec l'arête axiale et se prolonge par

c) le *pennulum*, qui, très long, forme à lui seul la partie la plus différenciée et la plus importante de la barbule en cette région de la plume. Il paraît formé, selon le type général, d'une série d'articles dont les premiers sont sensiblement cylindriques. Le pigment mélanique tend à s'amasser à l'extrémité distale de chaque article. Cette extrémité ne va pas tarder à s'enfler, donnant un aspect caractéristique : chaque article se présente alors comme un champignon, ou, si l'on préfère, un clou dont la tête se trouverait placée distalement, et où s'amasse le pigment noir qui est alors très abondant.

Les pennulums des barbules successives forment des petits faisceaux

Source · MNHN, Paris

qui s'emmêlent les uns dans les autres, sans orientation précise. C'est ainsi qu'est formé le duvet basal des plumes de Trochilidés, car, empressons-nous de le dire, cette formation est générale et a été observée chez tous les types de plumes examinés, même chez les plumes les plus brillantes. On peut supposer qu'à côté du rôle de protection qui lui est dévolu, il sert à assurer une certaine cohésion entre les plumes, cohésion si forte chez les Trochilidés. Ainsi constituée, la région duveteuse est assez caractéristique. Comme l'a fait remarquer CHANDLER, une telle largeur à la base de la lamelle inférieure ne se retrouve chez aucun autre oiseau, si ce n'est les Pics et les Passereaux. De plus, les articles du pennulum duveteux ont des têtes extrêmement renflées (ce que l'on appelle ces « nodes »), particulières au groupe avien en question.

2° *Partie médiane ou intermédiaire.* A un certain niveau, cette structure va disparaître, assez rapidement d'ailleurs. La modification portera principalement sur le pennulum qui perd la structure que nous avons

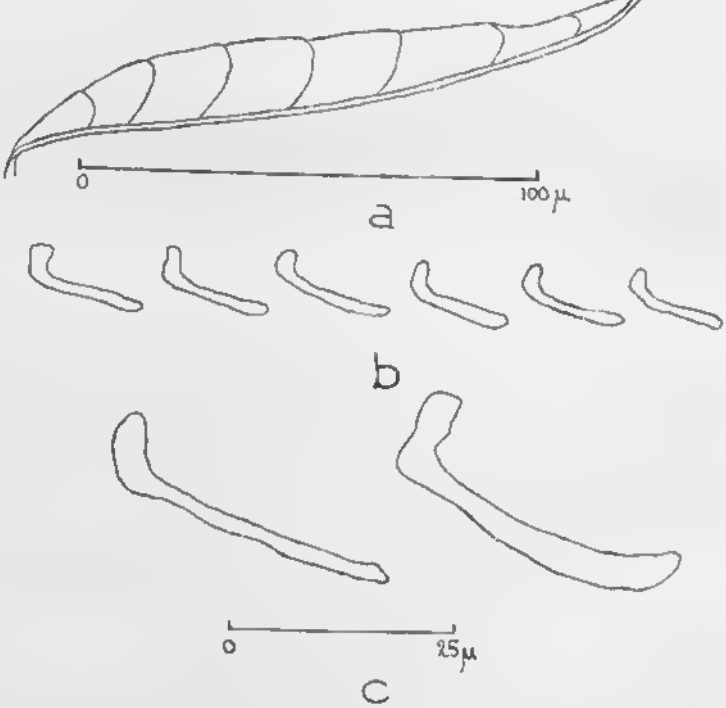

Fig. 14. — Barbule d'une plume dorsale vert métallisé d'*Heliantthea heliantthea*. — *a*. Base d'une barbule, avec arête axiale, lamelle inférieure et base du pennulum ; — *b*. Coupe transversale dans une série de barbules, en place les unes par rapport aux autres ; — *c*. Coupes transversales de deux barbules plus grossies. Remarquer la forme de l'arête axiale.

Source : MNHN, Paris

décrite, et tout en restant assez large, en particulier dans sa partie médiane, va se rapetisser considérablement au point de ne plus excéder deux fois la longueur de la lamelle basale. Sa longueur va d'ailleurs en se réduisant quand on progresse dans le sens distal de la plume. La lamelle inférieure va s'accroître dans une certaine mesure, tout en se pigmentant.

3° *Partie terminale ou « colorée »*. Les barbules continuent à se modifier assez rapidement ; le pennulum tend à s'effiler, perd beaucoup de sa largeur au point de paraître filiforme. En réalité, cette apparence provient principalement d'une orientation différente : à ce niveau, il ne présente plus que sa tranche à l'observateur qui examine la plume perpendiculairement à sa surface. En même temps, la lamelle inférieure se raccourcit, s'élargit et se pigmente plus intensément. L'arête axiale s'épaissit légèrement.

En somme, une barbule colorée a pour caractères, d'une part, une lamelle inférieure bien développée, plus large encore et plus pigmentée que celle des autres barbules (précédemment étudiées) ; et un pennulum bien développé, présentant sa tranche quand on regarde la plume par sa face supérieure. La figure 14 représente une telle barbule.

En coupe transversale, la barbule apparaît comme constituée de deux parties très inégalement développées : la plus grande représente la lamelle inférieure, l'autre, plus réduite, l'arête axiale (fig. 14 *b* et *c*).

Cette structure caractéristique se retrouve dans toutes les barbules de zone « colorée ». Vers la terminaison de la barbe, aux environs de la bordure de la plume, les barbules deviennent de plus en plus petites, la lamelle inférieure régresse et les dernières barbules se présentent comme de simples petits filaments plus ou moins appliqués contre la barbe.

De ce qui précède, nous devons retenir surtout la morphologie de la plume en général, car nous la retrouverons toujours identique, ainsi que la structure de la barbule qui nous permettra de comparer la différenciation des plumes lumineuses.

b. Plume dorsale d'*Aglaeactis rupripennis*.

A partir du type primitif que nous venons de décrire, paraissent dériver plusieurs types de plumes, en particulier les plumes lumineuses. C'est à leur examen que nous allons passer maintenant.

A ce propos, il convient d'établir tout de suite une distinction fondamentale sur laquelle il nous faut insister ici, quoiqu'en ayant déjà parlé brièvement plus haut. Par l'observation des oiseaux eux-mêmes, on remarque, en effet, une différence d'aspect très nette entre les Trochilidés du groupe *Aglaeactis* et les autres Trochilidés. L'observateur étant placé entre la lumière et l'objet, pour voir s' « allumer » une plume lumineuse d'un quelconque Trochilidé, il faudra, en effet, orienter celle-ci de façon à la voir sous une certaine obliquité, le rayon lumineux allant de la base à la bordure ; or, dans le cas d'une plume dorsale d'*Aglaeactis*, nous constatons

Source : MNHN, Paris

qu'il nous faut la tourner dans le sens opposé, c'est-à-dire le rayon lumineux allant de la bordure à la base. La différence d'aspect apparaît nettement quand on compare l'aspect extérieur d'un *Aglaeactis*, sur sa face dorsale, et un autre Trochilidé ayant le dos lumineux : dans le premier cas, il nous faut tourner l'oiseau de façon à le voir d'arrière en avant, dans le second, d'avant en arrière. Cette différence se retrouve dans la morphologie de la barbule, nous pouvons dès maintenant établir une distinction des plus nettes.

Observée à un faible grossissement, la plume dorsale d'un *Aglaeactis*, — *Agl. cupripennis* en l'occurrence, — présente les mêmes zones que la plume d'*Helianthea* précédemment décrite. Mais au niveau de la zone intermédiaire, la lamelle inférieure va s'élargir considérablement, se pigmenter, tandis que l'arête axiale ne prend qu'un très faible développement. La barbule différenciée de la zone terminale se caractérise surtout, d'une part, par une arête axiale pratiquement inexistante, et, d'autre part, par une lamelle inférieure très développée, large, au bord ventral sinueux et assez intensément pigmentée (fig. 15). Le pigment forme de petites taches mal délimitées et donne par éclairage transmis une coloration brunâtre assez particulière. La barbule se termine par un pennulum de forme banale, faisant un angle assez marqué avec la lamelle inférieure (1).

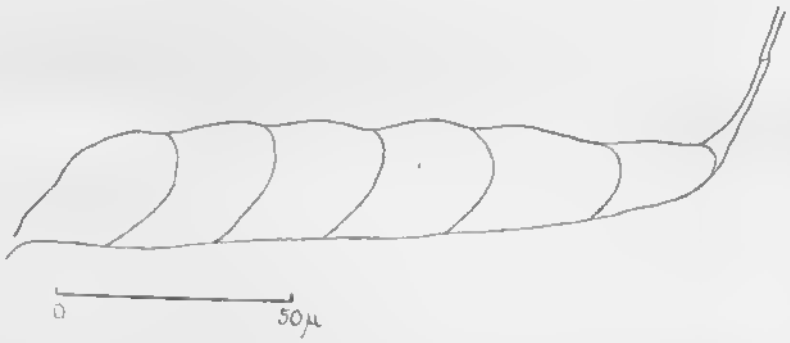

Fig. 15. — Barbule de la zone brillante d'une plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis* (la figure représente une barbule externe; les barbules internes ont chacune un hamulus bien développé).

Par suite de la largeur acquise par la lamelle inférieure des barbules successives et du fait que celles-ci sont serrées assez étroitement, chacune d'entre elles est recouverte en partie par la suivante sous laquelle son bord ventral disparaît (fig. 16). Cette disposition apparaît nettement sur une coupe transversale d'une série de barbules (fig. 17 *a*) ; les éléments successifs s'agencent les uns par rapport aux autres un peu à la manière des

(1) Lorsqu'on examine les barbules de la région intermédiaire, on peut suivre tous les stades intermédiaires à une barbule « primitive », avec arête axiale portant ventralement une lamelle inférieure normalement développée, et la barbule telle que nous venons de la décrire. On assiste à la régression presque totale de la partie représentant l'arête axiale.

Source : MNHN, Paris

tuiles d'un toit. Une telle coupe permet également de mieux comprendre la forme de la barbule elle-même qui se réduit à une simple lame d'épaisseur assez faible, et pratiquement sans arête axiale.

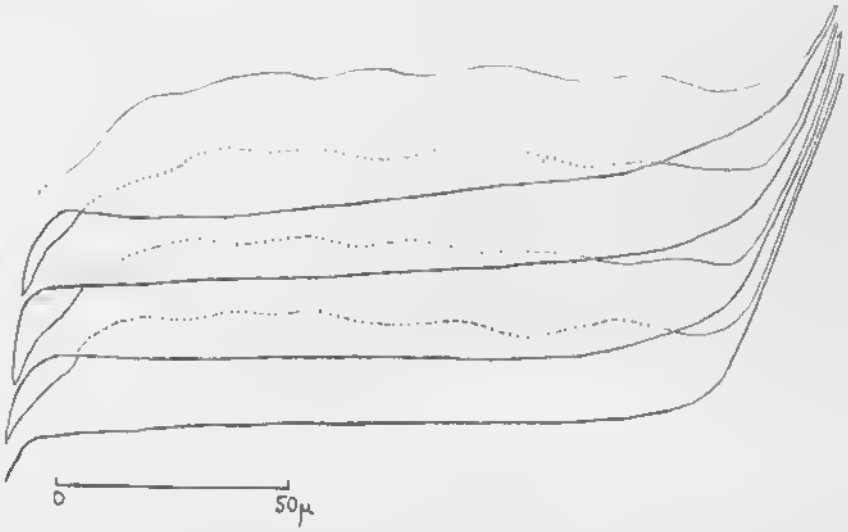

Fig. 16. — Série de quatre barbules successives de la zone brillante d'une plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis*. Remarquer la largeur des lamelles inférieures qui se chevauchent très largement (barbules externes).

Cette disposition explique clairement l'aspect extérieur de la plume, qui ne paraît pas présenter les nombreuses « facettes » dont semblent composées les plumes des autres plages lumineuses des Trochilidés ; une telle disposition rend, d'autre part, compte de la nécessité des positions relatives de l'observateur et de la lumière par rapport à la plume, pour obtenir l'effet lumineux maximum.

Au contraire de la plume précédemment étudiée (plume dorsale d'*Helianthea helianthea*), celle d'*Aglaeactis cupripennis* n'offre pas la décroissance régulière de taille des barbules vers son ex-

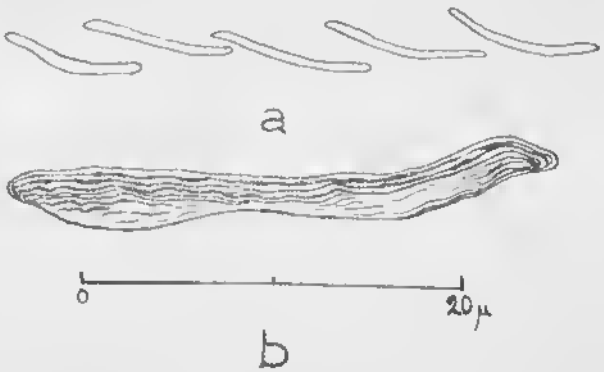

Fig. 17. — Coupes transversales dans les barbules brillantes d'une plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis*; *a*. Coupe d'une série de barbules en place les unes par rapport aux autres; remarquer le chevauchement; *b*. Coupe d'une barbule fortement grossie.

Source : MNHN, Paris

trémité : les barbules s'arrêtent brusquement, la barbe se prolongeant quelque peu et ne portant que quelques rudiments à son extrémité. Il s'en suit qu'il n'y a pas de frange à la barbure. Nous verrons que c'est là une disposition assez générale chez les Trochilidés (voir exceptions, p. 177, e), du moins pour les plumes lumineuses, la disposition inverse se trouvant plus ou moins accentuée chez toutes les plumes non lumineuses.

Toutes les espèces d'*Aglaeactis*, autres que *Agl. cupripennis*, ont un aspect des plumes du dos analogue à celle que nous venons de décrire. Nous le retrouverons aussi chez un autre genre systématiquement assez voisin, les *Homophania*. Ces oiseaux, parmi lesquels nous avons étudié *Hom. cuelígena* comme exemple, ont un aspect extérieur qu'on peut rapprocher de celui des *Aglaeactis*. Leur coloration générale est toutefois beaucoup plus terne, et ils sont loin de présenter un dos aussi lumineux. Le phénomène se présente cependant de la même manière, et c'est dans les mêmes conditions que s' « allument » les plumes dorsales de ces oiseaux. Leur peu d'éclat est en rapport avec une microstructure un peu différente dans la lamelle inférieure ; les barbules sont de beaucoup plus espacées et ne se chevauchent en aucun cas (voir Tableau I). Il existe en plus un certain nombre de différences de détail, en particulier dans les caractères du pennulum qui est plus large. Mais le caractère différentiel le plus net est cependant le développement de l'arête axiale que l'on peut bien étudier sur des coupes transversales de la barbule (fig. 18). Nous voyons là aussi une lamelle inférieure bien développée et constituant l'essentiel de cette partie de la barbule ; toutefois, l'arête axiale se présente ici comme

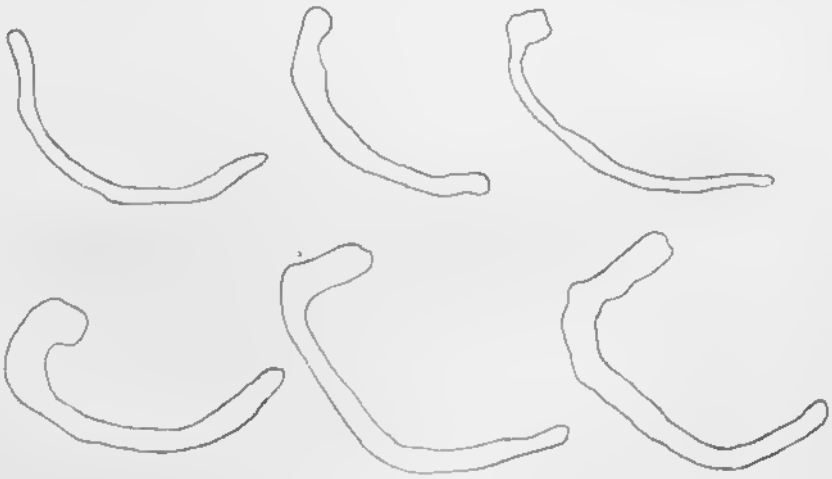

Fig. 18. — Coupes transversales dans les barbules brillantes des plumes dorsales d'*Homophania coeligena*. Les coupes ont été rangées de manière à figurer de gauche à droite et de haut en bas des barbules présentant une arête axiale et une ébauche de lamelle supérieure de plus en plus indiquées.

Source : MNHN, Paris

un renflement souvent épais, parfois même différenciant l'ébauche d'un élément que nous verrons prendre un développement considérable chez les autres Trochilidés, la *lamelle supérieure*.

Ce fait nous permet de comprendre une première évolution de la barbule chez les Trochilidés : si nous partons d'une forme primitive, voisine du type courant rencontré chez beaucoup d'oiseaux, et qu'on peut considérer comme point de départ, nous retrouvons une forme analogue dans les plumes métallisées vertes de beaucoup de ces oiseaux, et en particulier dans la plume verte du dos d'*Heliomthea helianthea*. C'est à partir d'un tel type que s'est différenciée la barbule des *Aglaeactis*, qui est manifestement le résultat d'un élargissement suivi de différenciation « lumineuse » et pigmentaire de la lamelle inférieure, au détriment de l'arête axiale. Les *Homophania* marquent une sorte de passage entre les deux. Nous verrons plus loin que l'on peut rattacher certains oiseaux du groupe *Boissonneaua* à ce même type que nous venons d'étudier ; nous en reparlerons ultérieurement (voir p. 176).

c. Plumes écailleuses typiques, à lamelle lumineuse unique.

La plupart des plumes vraiment métalliques de Trochilidés n'ont cependant ni l'aspect ni les caractéristiques que nous avons décrites chez les espèces précédentes. On sait que pour percevoir l'éclat lumineux des plumes autres que celles que nous venons d'étudier, il nous faut tourner l'oiseau de façon à les voir d'avant en arrière, la lumière incidente et l'observateur étant du même côté de l'oiseau. Il nous faut voir en premier lieu comment peut être expliquée l'orientation qu'il nous faut donner à la plume sur un exemple précis.

Nous prendrons comme exemple typique une plume du ventre d'*Eriocnemis vestita*. Cette plume présente les mêmes divisions que précédemment en zone basale, intermédiaire et lumineuse ou colorée ; nous n'étudierons donc ici que la zone lumineuse, la zone basale ayant la même différenciation que celle précédemment décrite chez *Helianthea helianthea*.

Au niveau de la zone intermédiaire, la barbule se présente un peu comme celle d'une plume non métallique. L'arête axiale est marquée, la lamelle inférieure bien développée et assez intensément pigmentée. On distingue nettement sa division en cellules. Un changement capital va intervenir alors. Nous verrons se développer progressivement à partir de l'arête axiale une nouvelle lamelle qui surmontera la lamelle inférieure et sera le vecteur de la coloration de la plume. En raison de sa position par rapport à la première, nous proposons pour cette formation le nom de *lamelle supérieure*. C'est de cette formation que voulait parler Miss NEWMIGIN quand elle disait que la région proximale de la plume paraissait repliée.

Si nous examinons des barbules de plus en plus distales, nous voyons

Source : MNHN, Paris

cette lamelle supérieure prendre de plus en plus d'ampleur au point de recouvrir presque complètement la lamelle inférieure. La figure ci-jointe (fig. 19) donne un aperçu de quelques stades de cette transformation qui présente un grand nombre d'intermédiaires dans l'espèce qui nous occupe ; c'est d'ailleurs ce qui nous a fait choisir cette espèce comme exemple.

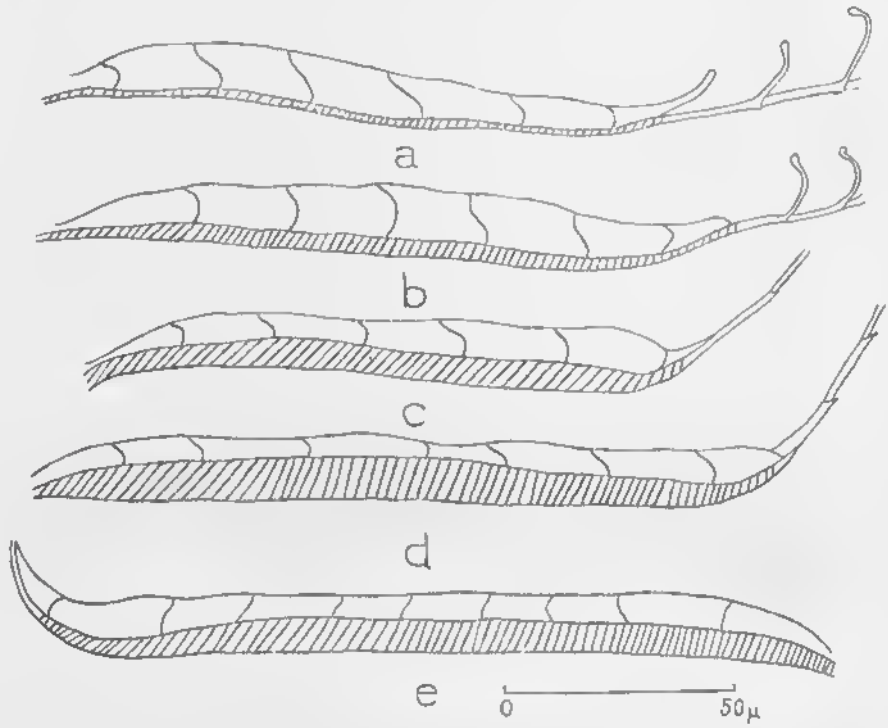

Fig. 19. — Différenciation des barbules brillantes dans une plume ventrale d'*Eriocnemis vestita* (base de la zone brillante). Barbule interne (**a-d**) : **a**. Barbule encore indifférenciée; **b**. Barbule présentant un début de lamelle supérieure; **c**. Barbule présentant une lamelle supérieure plus complètement différenciée; **d**. Barbule complètement différenciée, avec lamelle supérieure bien développée. — Barbule externe : **e**. Barbule complètement différenciée. (La lamelle supérieure a été hachurée.)

Lorsqu'on examine attentivement une barbule de Trochilidé, en particulier celle que nous venons d'étudier, on ne peut manquer de remarquer que la coloration perçue au microscope, et qui est due à de la mélanine entreposée dans les barbules, est loin d'être uniforme. On distingue nettement une succession de véritables « cellules » séparées les unes des autres par des intervalles où la pigmentation est complètement absente. Nous n'en avons pas parlé au moment où nous avons étudié la barbule d'*Helianthea helianthea* et d'*Aglaeactis cupripennis*, car nous nous réservions d'en parler et de la signaler en étudiant les barbules pourvues d'une lamelle supérieure.

Source : MNHN, Paris

Cette disposition existe en effet aussi bien dans cette formation que dans la lamelle inférieure ; mais elle y apparaît beaucoup moins clairement par suite de l'envahissement plus prononcé de la mélanine dans la lamelle supérieure. Nous verrons que sur une coupe menée longitudinalement dans une barbule, on aperçoit nettement les strates de kéraline se resserrer au niveau des espaces intercellulaires dépourvus de pigment. Cette structure est assez comparable à celle que l'on observe chez les Nectariniidés, où la partie brillante de chaque barbule paraît formée de segments nettement séparés par des intervalles clairs, non pigmentés. Dans ce dernier cas cependant, la division en cellules est beaucoup plus tranchée, la zone incolore formant une ligne bien définie.

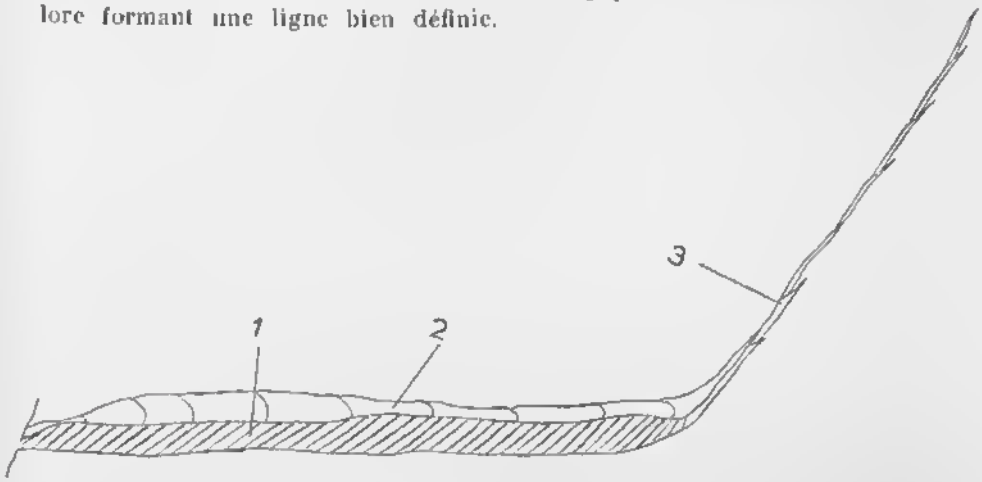

Fig. 20. — Barbule brillante interne de supra-caudale d'*Eriocnemis vestita* : vue d'ensemble. On distingue la partie basale, avec lamelles supérieure (1) et inférieure (2), et la partie terminale, le pennulum (3). (Nous ne figurons pas le pennulum sur la plupart des autres dessins, cette partie n'étant pas intéressante en général.)

Cette disposition du pigment est constante dans toutes les barbules de Trochilidés ; elle est cependant plus ou moins nette suivant les cas.

C'est sur des coupes transversales menées dans la barbule que l'on perçoit le mieux l'agencement et l'origine des différentes parties (fig. 21). Quand la barbule est complètement différenciée, sa moitié proximale semble formée de deux lames formant entre elles un angle déterminé et assez constant pour une espèce et une région du corps données. La lamelle supérieure est dressée au-dessus du plan de la plume, ou si l'on préfère, au-dessus du plan des barbules d'un même côté d'une barbe (ce plan « idéal » passe par l'arête axiale représentée par le sommet de l'angle des deux lamelles). Cette lamelle est très intensément pigmentée, et c'est elle qui est le vecteur principal de la coloration de la plume.

La lamelle inférieure, représentant la lamelle basale, typiquement décrite par les auteurs, quoique étant tout aussi développée, n'est que très peu

Source : MNHN, Paris

pigmentée et à une structure comparable à celle des barbules de plumes non brillantes. Son rôle n'est que minime dans l'effet de coloration bien que son bord ventral, qui déborde souvent par rapport à celui de la lamelle supérieure, soit coloré.

En comparant une coupe transversale menée dans la partie basale d'une barbule telle que celle d'*Eriocnemis vestita* que nous venons de décrire, et celle d'une barbule d'une plume dorsale d'*Helianthea* (dépourvue de lamelle supérieure), on comprend aisément comment a pu se différencier la lamelle supérieure : nous avons déjà vu la forme que pouvait prendre le bourrelet dorsal représentant l'arête axiale, en particulier dans les barbules des plumes dorsales d'*Homophania*. On observait en effet parfois un début de différenciation d'une deuxième lamelle placée au-dessus de la lamelle inférieure; cette formation restait cependant à l'état d'ébauche. Ici au contraire nous assistons à la différenciation complète de cet organite, qui est absolument caractéristique des plumes lumineuses, — exception faite bien entendu de celles que nous avons déjà eu l'occasion d'étudier. Les ébauches manifestées par les *Homophania* montrent clairement l'origine de cette différenciation.

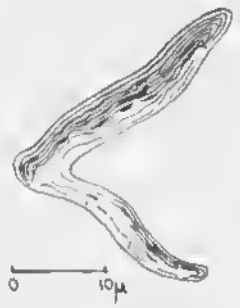

Fig. 21. — Coupe transversale de barbule brillante d'une plume du ventre d'*Eriocnemis vestita*.

Lorsque Miss Newmmis parlait d'une portion proximale « repliée », elle avait entièrement raison. Cette expression me paraît cependant des plus vagues et ce peu de précisions peut entraîner des interprétations erronées. Nous verrons à la fin de notre étude que les plumes brillantes d'autres oiseaux, celles des Jacamars par exemple, ont été étroitement assimilées à celles des Trochilidés, précisément parce que l'on croyait que la portion basale des barbules de ces deux types présentaient le même repliement; dans le cas des Jacamars, nous verrons que nous n'avons qu'une seule lame qui est réellement repliée, alors que chez les Trochilidés, il y a deux lamelles bien distinctes, aussi bien dans leur morphologie que dans leur origine.

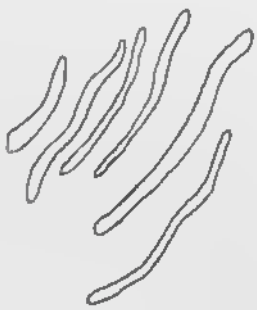

Fig. 22. — Coupes transversales de pennulums de barbules différenciées de plumes ventrales d'*Helianthea helianthea*, montrant l'orientation et la section de cette partie de la barbule.

La partie proximale de la barbule telle qu'elle vient d'être décrite se continue par un filament allongé, le pennulum, qui paraît filiforme lorsqu'on examine la plume par sa face supérieure, mais qui, en réalité, est aplati transversalement comme dans les cas précédents. Il est formé d'une série d'articles emboîtés les uns dans les autres,

Source : MNHN, Paris

et terminés souvent distalement par une pointe externe (fig. 20). La présence d'un pennulum dans ces plumes est en opposition flagrante avec l'opinion que Ganaw s'était faite et qui l'avait amené à déclarer que la structure brillante était incompatible avec la présence d'un pennulum. Cet auteur était évidemment arrivé à cette conclusion en examinant des plumes telles que celle des Nectariniidés et celles des Trogonidés, dont, comme on le sait, les barbules ne comportent pas cet appendice filiforme. Le pennulum est en principe présent dans toutes les plumes brillantes de Trochilidés. Il n'y a que quelques cas où il semble y avoir régression, et où ne subsistent que quelques segments basaux. Nous aurons l'occasion de revenir sur le rôle mécanique qu'il peut avoir ; nous en avons d'ailleurs déjà touché un mot plus haut.

Quand on examine la totalité de la barbule, on constate qu'il y a deux changements d'orientation qui interviennent pour en placer les différents éléments les uns par rapport aux autres. Le premier se manifeste tout de suite après que la barbule s'est détachée de la barbe ; à ce niveau, la portion tout à fait basale est parallèle à la barbe, puis elle tourne son plan de 90°, cette rotation se faisant vers l'arrière de façon à ce que la lamelle inférieure soit légèrement en dessous du plan moyen. La deuxième rotation intéresse le pennulum, qui semblerait devoir se placer, si elle n'avait pas lieu, dans le prolongement de la partie basale. En réalité, par suite de cette rotation, qui se fait en sens opposé, le pennulum vient faire un angle de 100° environ avec la partie proximale de la barbule. Cette double rotation existe plus ou moins nettement chez tous les Trochilidés, même chez les espèces précédemment décrites ; nous n'en avons pas parlé auparavant pour la décrire sur un exemple particulièrement net. La première de ces

Fig. 23. — Coupes transversales de barbules de supra-caudales d'*Heliantheа helianthea*, montrant le développement de la lamelle supérieure (base de la zone brillante). De gauche à droite et de haut en bas, stades successifs de la différenciation à partir de l'arête axiale. (En pointillés, régions pigmentées; en quadrillés, régions « optiquement » différenciées.)

Source : MNHN, Paris

rotations a d'ailleurs déjà été décrite par Rensch (1925), qui en a fait une des caractéristiques des plumes lumineuses en général. Elle a pour résultat d'orienter les lamelles lumineuses dans un plan leur octroyant le maximum d'éclat.

Nous avons interprété la lamelle supérieure comme une différenciation de l'arête axiale. Cette vue est confirmée par l'étude d'une série de coupes menées dans les supra-caudales d'*Helianthea helianthea* (fig. 23).

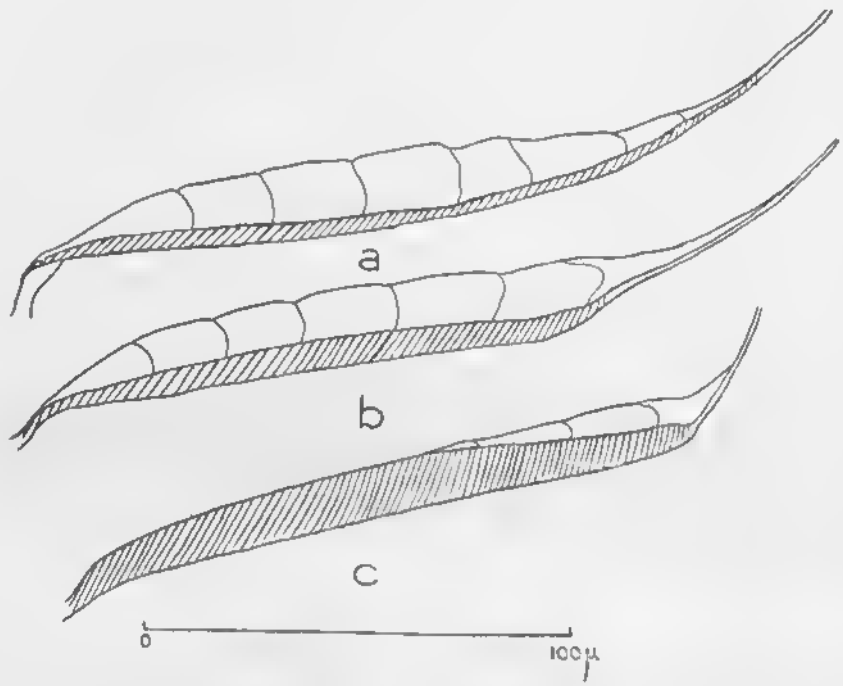

Fig. 24. — Barbules de plume ventrale d'*Helianthea helianthea*, à différents stades de coloration et de luminosité. — a, Barbule d'une plume peu métallisée, jaune-brunâtre; b. Barbule d'une plume moyennement métallisée, rosée; c, Barbule d'une plume très métallisée, rose-vif.

Sur certaines de ces coupes, on voit les premiers stades de la différenciation de cette lamelle qui apparait d'abord comme un bourrelet qui prend de plus en plus d'extension et finit par former une véritable lame qui tend à s'accroître. Dès le début de la différenciation, cette partie est fortement pigmentée et possède déjà la microstructure que nous reconnaitrons aux lamelles supérieures les plus différenciées (voir p. 179).

Cette formation présente d'ailleurs un développement extrêmement variable, même dans les barbules complétement différenciées ; cette variation est fonction à la fois de l'âge du sujet et de l'âge de la plume par rapport à la mue, et bien entendu suivant l'espèce envisagée. Voyons comme

Source : MNHN, Paris

exemple les plumes ventrales d'*Helianthea helianthea* : on sait que ces plumes ont chez le mâle adulte une vive couleur rose métallique. Or, chez les sujets incomplètement adultes, on observe tous les intermédiaires à cette coloration maximum, depuis une vague coloration plus ou moins rosée avec des teintes cuivreuses. Quand on observe au microscope une plume de cet oiseau (fig. 24), on voit nettement la différence de développement de la lamelle supérieure suivant le stade d'intensité lumineuse correspondant à l'âge même du sujet. On voit cette lamelle se développer de plus en plus et corrélativement s'accroît l'intensité de coloration lumineuse. La même relation se retrouve d'ailleurs sur des coupes transversales de la barbule (fig. 25). Alors que la plume la plus lumineuse présente une structure analogue à celle que nous avons reconnue chez *Eriocnemis vestita*, les plumes d'éclat moindre présentent des développements intermédiaires à une telle structure et à celle des plumes non métalliques. Nous aurons d'ail-

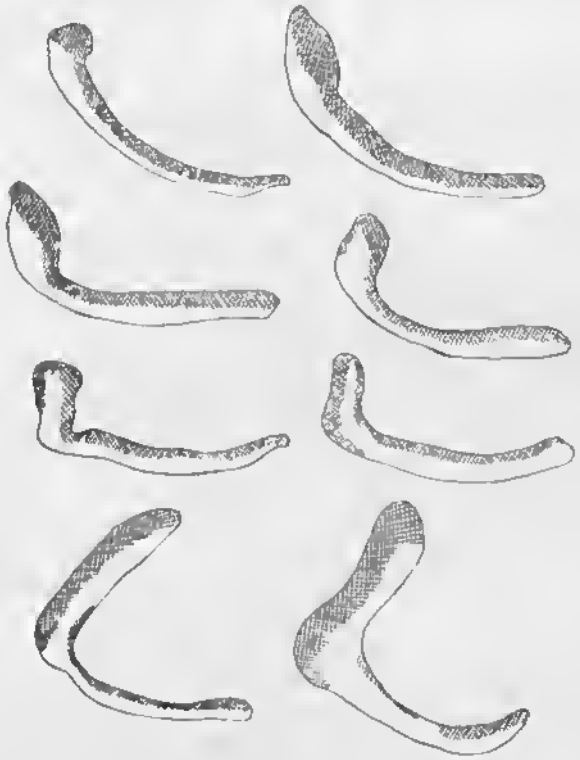

Fig. 25. — Coupes transversales de barbules de plumes ventrales d'*Helianthea helianthea*, à différents stades de coloration et de luminosité. De gauche à droite et de haut en bas, stades successifs de l'évolution de la barbule, la plume devenant de plus en plus métallisée et lumineuse. On assiste à la différenciation progressive de la lamelle supérieure. (Les parties pigmentées ou différenciées au point de vue optique sont hachurées.)

Source : MNHN, Paris

leurs l'occasion de reparler de ces faits quand nous étudierons les modifications des plumes selon l'âge du sujet.

Nous avons retrouvé des faits en tous points comparables en suivant l'évolution des plumes du dos et du croupion chez le mâle adulte d'*Eriocnemis vestita*, où l'on passe du vert métallisé (couleur habituelle du dos des Trochilidés) à l'éclat intensément lumineux des supra-caudales.

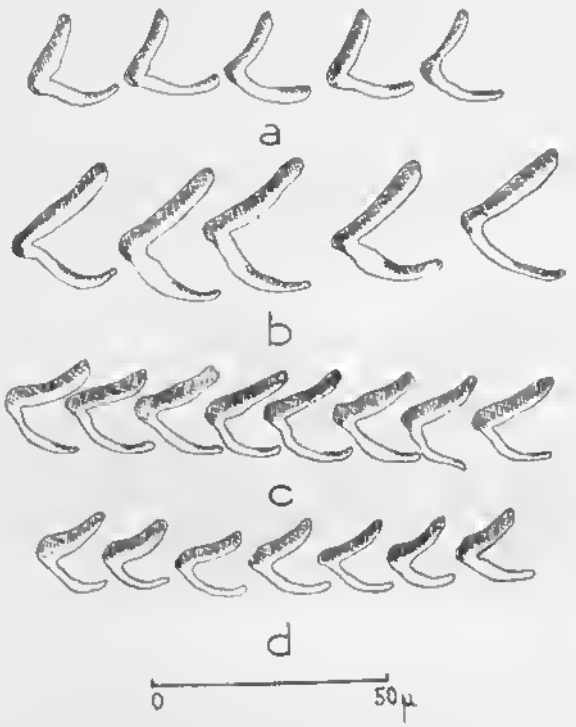

Fig. 26. — Schémas de coupes transversales menées dans les barbules successives de plumes brillantes de Trochilidés; barbules en place les unes par rapport aux autres. — **a.** Plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*; **b.** Supra-caudale d'*Eriocnemis vestita*; **c.** Plume de la gorge de *Selasphorus rufus*; **d.** Plume de la gorge de *Thalurania furc. nigrofuscata* (Les hachures représentent les zones différenciées au point de vue optique). Même échelle pour les quatre schémas.

Nous pouvons maintenant nous expliquer l'orientation qu'il faut donner à la plume pour percevoir la lumière émanant de celle-ci. Si nous comparons une plume lumineuse métallique d'un tout autre type d'oiseau présentant de telles plumes, un Nectarinien par exemple, nous voyons que dans son cas nous percevrons une « couleur » quand la plume sera approximativement perpendiculaire à la direction de visée. Dans le cas présent au contraire, la plume devra faire un certain angle avec cette direction, la visée s'effectuant toujours dans le sens base-bordure. Cette position corres-

Source : MNHN, Paris

pond à une orientation de la plume telle que les lamelles supérieures soient perpendiculaires à la direction de visée, pour le maximum d'intensité tout au moins. Inutile d'ajouter qu'en observant une telle plume selon l'orientation qui convient pour obtenir le maximum d'éclat et d'intensité chez *Aglaeactis* et formes affines, nous ne décélerions aucune « lumière ».

L'orientation des lamelles supérieure et inférieure par rapport au plan médian varie elle aussi (fig. 26). Il est des plumes où la lamelle supérieure fait un angle marqué avec le plan horizontal ; telles par exemple les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* ; celles du ventre d'*Heliantthea helianthea* ou les supra-caudales d'*Eriocnemis vestita* que nous venons d'étudier en détail. Lorsqu'on examine une coupe transversale dans une série de barbules, on aperçoit les lamelles supérieures dirigées au-dessus du plan du vanulum, faisant un angle marqué avec lui (ce plan passe par l'arête dorsale de chaque barbule). La lamelle inférieure se trouve au-dessous de ce plan, sans être pourtant dirigée nettement vers le bas.

Dans d'autres cas la lamelle supérieure est presque dans le plan horizontal, son bord distal recouvrant la base de la lamelle supérieure suivante ; c'est en particulier le cas des plumes rouge cuivreux de la gorge de *Selasphorus rufus*. Lorsque nous examinons de telles plumes au microscope, on est tenté de croire que la lamelle inférieure n'existe pas ; on n'aperçoit que les lamelles supérieures étroitement juxtaposées et sensiblement dirigées dans un même plan. On a l'impression d'être en face d'une surface formée d'une série de petites facettes planes. C'est sur une coupe transversale d'une série de barbules qu'apparaît la véritable structure. On remarque alors que les lamelles supérieures des barbules répondent bien à la disposition que l'on avait perçue au premier abord ; elles sont le plus souvent contiguës et dans un même plan. Mais les lamelles inférieures existent bien entendu quand même, et se trouvent sous le plan formé par les lamelles supérieures ; elles sont nettement dirigées cette fois vers la face inférieure de la plume, et de plus ne renferment presque pas de pigment. Les plumes vertes de la gorge de *Thalurania furcata nigrofasciata* (mâle) se rapprochent un peu par leur microstructure de ces dernières, en ce sens que là aussi les lamelles supérieures sont contiguës, comme le montrent des coupes menées transversalement dans une série de barbules. Pourtant l'aspect extérieur de la gorge de ces deux oiseaux est très différent, non seulement par la couleur, mais aussi par l'éclat, en rapport avec une différence dans la longueur des lamelles brillantes ; alors que celles-ci sont assez longues chez *Selasphorus rufus*, elles sont nettement plus courtes chez *Thalurania* (voir Tableau I) dont l'aspect est beaucoup moins lumineux.

On comprend l'importance des dissemblances dans l'aspect extérieur que peuvent provoquer de telles différences de structure. Dans le cas de lamelles plus ou moins dressées, la plume apparaît comme une mosaïque de petites facettes lumineuses ; dans le cas de lamelles plus étroitement imbriquées, la plume donnera l'impression d'une plaque.

Source : MNHN, Paris

Les deux séries de barbules, externe et interne, de chaque barbe sont le plus souvent assez dissemblables. Il est à remarquer que, même quand les plus différenciées sont semblables dans chacune des deux séries, les barbules internes se modifient toujours à partir d'un niveau plus proche de la base. Nous avons déjà vu les différences de longueur de la partie basilaire ainsi que celle des angles barbulaires ; il y a également des différences morphologiques intéressant en particulier l'orientation du pennulum qui fait un angle très ouvert pour les barbules externes, plus fermé pour les barbules internes. Ce n'est que dans le cas des plumes les plus lumineuses que les barbules arrivent à être rigoureusement semblables de chaque côté de l'axe formé par la barbule, dans la zone différenciée tout au moins.

Il nous reste à voir comment se termine la plume lumineuse, ou si l'on veut, comment est formée la bordure de la plume. Chez les plumes ventrales brillantes d'*Eriocnemis nestita*, les barbules finissent brusquement, sans que les plus distales soient modifiées en quoi que ce soit. Les dernières sont évidemment plus ou moins usées, et il n'est pas rare que le pennulum leur fasse défaut. Ceci est cependant à rapporter à l'usure seule.

La barbe se prolonge, nue, au delà des dernières barbules. Ce n'est

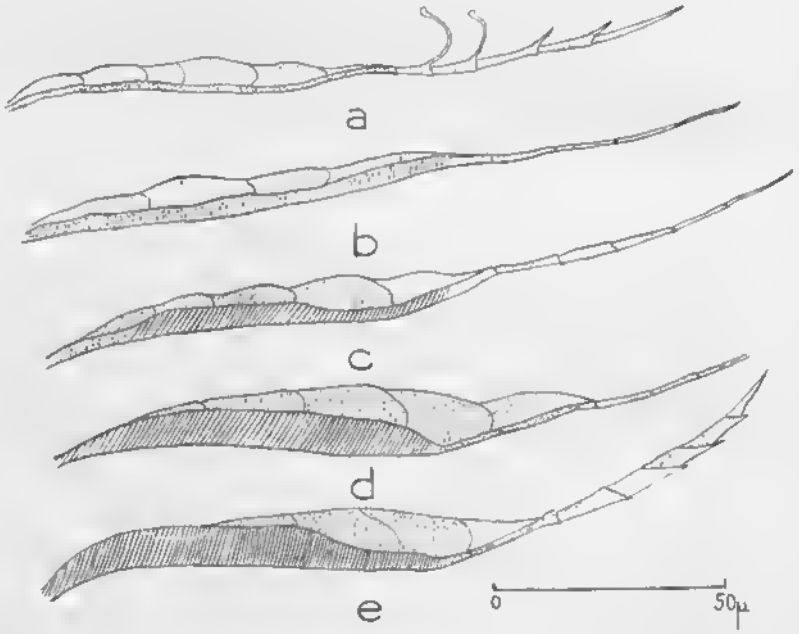

Fig. 27. — Différenciation des barbules brillantes dans une plume ventrale de *Chalybura B. Buffoni*. Barbules internes : a-e. Stades successifs de la différenciation. Remarquer l'échancrure distale de la lamelle supérieure de la barbule bien différenciée (e). Les hachures représentent les parties brillantes; les pointillés, les parties simplement pigmentées.

Source : MNHN, Paris

que vers son extrémité qu'elle se garnit de quelques appendices, qui se présentent comme des segments emboîtés les uns dans les autres, portant des pointes à leur extrémité distale. On peut les interpréter comme des barbules avortées, réduites. Ces appendices sont plus ou moins accolés à la barbe.

Ceci est vrai pour les barbes médianes, celles qui portent les barbules « brillantes » les mieux différenciées. Au fur et à mesure que l'on s'écarte de l'axe médian de la plume, on constate que cet arrêt des barbules au sommet n'est plus brusque, mais est réalisé beaucoup plus graduellement. Un

Fig. 28. — Barbules subterminales d'une plume ventrale de *Chalybura B. Buffoni* (bordure blanchâtre). En haut, quelques stades de la dégradation des barbules; en bas, aboutissement de cette évolution.

Source : MNHN, Paris

peu avant l'extrémité du ramus, les barbules deviennent de plus en plus courtes, en même temps que disparaît la lamelle supérieure. Finalement ne subsiste que l'arête axiale que prolonge un filament un peu élargi. Ces vestiges de barbules sont souvent pourvus de grands crochets externes. Cette zone latérale de la plume ne joue pas un grand rôle dans l'apparence extérieure.

Tout autres sont les faits chez les *Chalybura*. En examinant une plume ventrale de *Chal. B. Buffoni*, nous voyons déjà à l'œil nu qu'elle est entourée d'une bordure blanchâtre, formant une frange qui la délimite nettement. Au microscope, nous remarquons d'abord dans chaque barbule une lamelle « brillante » différente de celle d'*Eriocnemis vestita* quoique construite sur le même schéma. Nous ne décrirons pas les stades successifs qui nous amènent de la zone basale, assez étendue d'ailleurs, à cette zone « colorée » et qui sont assez comparables en gros à ce que nous avons décrit ; la figure ci-jointe (fig. 27) donne d'ailleurs un aperçu de cette évolution. La barbule complètement différenciée présente une lamelle supérieure très développée dès sa base. Son extension dans ses 2/3 inférieurs est telle qu'elle cache entièrement la lamelle inférieure ; puis dans son tiers supérieur, elle s'échancre brusquement, se réduit dans des proportions notables et dégage alors la lamelle inférieure qui est large et bien développée à ce niveau. Le pennulum est long et assez large.

Fig. 29. — Partie de la zone terminale d'une plume ventrale de *Chalybura B. Buffoni* (bordure blanchâtre). On distingue la barbe au milieu de barbules plus ou moins enchevêtrées.

Cette structure se poursuit sur une certaine distance ; mais vers la terminaison de la barbe, les barbules se transforment dans une très large mesure. A partir d'un certain niveau du ramus, le pennulum des barbules se développe, devient plus large ; son orientation change : jusqu'à présent il ne présentait que sa tranche quand on examine une plume par sa face supérieure ; maintenant il se tourne et se place dans le plan de la plume. Il est assez régulièrement segmenté, chaque segment portant à sa terminaison distale, du côté externe, une pointe bien marquée. Mais ceci n'est qu'un stade intermédiaire, n'affectant que quelques barbules seulement. Le pennulum ainsi orienté va régresser rapidement en même temps que la lamelle supérieure qui perd sa pigmentation. A ce niveau, la barbule tout entière n'est plus pigmentée ; elle présente au microscope, en lumière transmise, une coloration jaunâtre, dif-

Source : MNHN, Paris

fuse, due à la vague coloration de la substance cornée elle-même ; c'est ce qui se perçoit macroscopiquement par la bordure non colorée de la plume.

Dès lors un changement apparaît rapidement, et les barbules vont prendre des formes étranges et d'ailleurs, dans une certaine mesure, variables. Il n'en reste que quelques articles, très élargis, présentant des crochets internes ou pour mieux dire de véritables expansions. Puis elles deviennent de plus en plus simples et finissent par ne plus être constituées que d'une lamelle de forme assez variée. Ces différents appendices se groupent autour de la barbe en un enchevêtrement assez dense et se continuent jusqu'à l'extrémité.

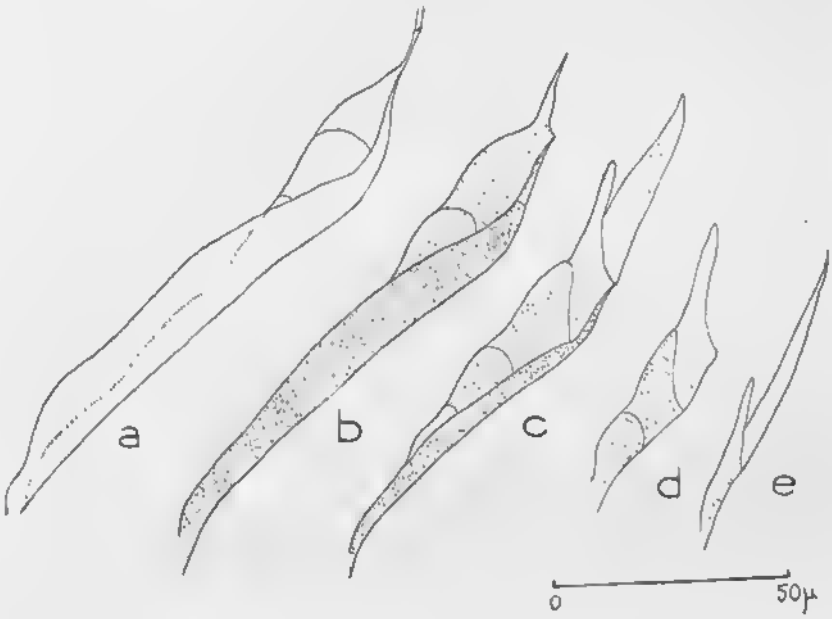

Fig. 30. — Barbules subterminales d'une plume ventrale de *Chalybura B. caeruleigaster* (bordure blanchâtre). — **a.** Barbule différenciée (« brillante ») ; **b.c. d.e.** Stades successifs de la dégradation des barbules à la base de la bordure. (Le pointillé plus ou moins dense marque le degré de pigmentation.)

Les faits se présentent un peu de la même manière chez *Ch. B. caeruleigaster*, forme extrêmement voisine de la précédente. La lamelle supérieure différenciée est encore plus échancrée dans sa moitié distale. Il y a cependant quelques différences concernant les barbules subterminales qui sont plus larges et d'une forme plus anormale que celles de *Ch. B. caeruleigaster*. Celles qui se trouvent à l'extrémité du ramus ont sensiblement la même forme.

Source : MNHN, Paris

d. Plumes à lamelle lumineuse double.

Nous avons étudié dans le dernier paragraphe des types de plumes où le vecteur essentiel de la coloration est la lamelle supérieure de chaque barbule ; la lamelle inférieure n'y joue aucun rôle dans l'effet lumineux ; seul son bord libre, ventral, présente une différenciation susceptible d'intervenir dans leur luminosité. Examinées selon une incidence plus grande de la lumière, dans le sens kordure-kase bien entendu (ou, si l'on veut, l'observateur examinant l'oiseau d'arrière en avant), ces plumes ne sont aucunement brillantes, paraissent noirâtres ; nous citerons parmi celles-ci les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*.

Il existe cependant certaines plumes qui ne paraissent pas complètement ternes quand on les examine dans les mêmes conditions que précédemment. Bien qu'infiniment moins brillantes, leur examen d'arrière en avant sur l'oiseau révèle une vague luminescence métallique. Nous citerons par exemple *Boissonneaua Jardinei*, dont les plumes dorsales sont bleu vert très brillant quand on les examine d'avant en arrière, mais qui présentent cependant un vague éclat métallique à l'observateur qui les examine en sens inverse. Ceci dénote une différenciation de la lamelle inférieure qui seule peut jouer un rôle dans la coloration dans ces conditions.

Au premier type de plume cité ci-dessus s'oppose plus ou moins un deuxième ensemble chez lequel la lamelle inférieure participe à l'aspect lumineux (il y a, nous venons de le voir, des passages entre ces deux types, telles les plumes dorsales de *Boissonneaua Jardinei* que nous venons de signaler).

Un exemple particulièrement typique et significatif est celui qu'offrent les plumes vertes de la gorge des *Colibri* (= *Petasophora*) en particulier de *Colibri coruscans* (= *Petasophora iolata*). CHANDLER (1916) était allé jusqu'à avancer que l'aspect lumineux ne proviendrait ici que de la « portion de la barbule qui n'était pas recourbée ». En réalité, l'étude de coupes menées transversalement dans les tectrices montre l'existence d'une lamelle supérieure bien développée et différenciée au point de vue optique. Mais la lamelle inférieure se montre encore beaucoup plus large que cette lamelle supérieure, surtout comparativement à ce que nous avons vu chez les plumes précédemment étudiées. De plus, elle est bien différenciée et présente la même structure que la

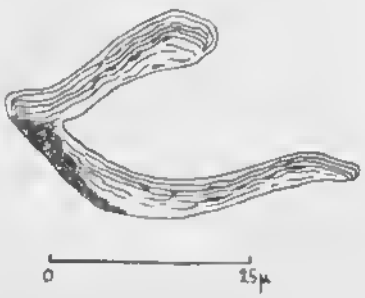

Fig. 31. — Coupe transversale de barbule brillante de plume de la gorge de *Colibri coruscans* (= *Petasophora iolata*). Remarquer les lamelles supérieure et inférieure régulièrement stratifiées.

Source : MNHN, Paris

lamelle supérieure (fig. 31). En examinant une telle plume sous une très forte incidence, dans le sens bordure-base, on percevra un aspect lumineux dû à la lamelle inférieure, dont l'orientation est telle qu'elle sera encore dans ces conditions capable de réfléchir la lumière. Si l'incidence diminue, on percevra également la coloration due à la lamelle supérieure, d'où luminosité accrue. Nous nous trouvons ici dans le cas d'une plume dont l'effet coloré plus persistant selon les différentes incidences de la lumière est obtenu à la fois et comme dans les plumes dépourvues de lamelle supérieure (type plume dorsale d'*Heliantthea helianthea*), et comme dans les plumes pourvues d'une telle lamelle, comme nous les avons étudiées dans le paragraphe précédent (type supra-caudales d'*Eriocnemis vestita*).

Les plumes de la gorge de ce même Colibri sont d'ailleurs également remarquables au point de vue apparence générale. Chaque plume paraît avoir en son centre une tache noire, ou pour mieux dire, paraît ne pas être lumineuse dans sa partie médiane. Cette apparence n'est pas due, comme on pourrait le penser au premier abord, à une lacune dans la différenciation des parties ayant un rôle à jouer dans l'effet de coloration, mais à une orientation différente des lamelles. Les lamelles supérieures des barbules médianes font en effet un angle plus ouvert avec la lamelle inférieure. Comme de plus la plume n'est pas plane, mais assez fortement convexe, il en résulte que les lamelles brillantes médianes ne sont pas orientées perpendiculairement vers l'observateur en même temps que les lamelles se trouvant plus en bordure. Il en résulte qu'elles sont presque « éteintes » quand les barbules distales sont déjà « allumées ». Les lamelles inférieures de cette partie médiane sont en effet moins lumineuses, car précisément d'un vert beaucoup plus profond et plus sombre. Quand l'angle d'incidence diminue en deçà d'une certaine valeur, elles deviennent visibles et, dès lors, le centre de la plume devient brillant lui aussi. Il y a cependant toujours une différence dans la luminosité des différentes régions de la plume, provenant d'une différence d'orientation des éléments « colorés ».

e. Bordure des plumes de Trochilidés.

Nous avons vu que la bordure des plumes lumineuses de Trochilidés était susceptible de se présenter sous deux aspects différents : ou bien elle était constituée par les dernières barbules lumineuses, comme chez *Eriocnemis vestita* ; ou bien par des prolongements ternes, colorés ou non, des ramus, comme chez *Chalybura Buffoni*. Examinons ces faits dans le cadre général de la morphologie de la plume.

Lorsqu'on considère le schéma général de la plume, telle qu'on l'observe chez beaucoup d'oiseaux, et même dans les plumes peu différenciées du dos de nombreux Trochilidés, on constate que c'est dans la région médiane de la plume que la lamelle inférieure ou basale des barbules atteint son maxi-

Source : MNHN, Paris

mum de développement ; lorsqu'on se rapproche du bord distal, on voit cette lamelle tendre à disparaître, à régresser dans une large mesure, alors qu'arête axiale et penuulum se confondent de plus en plus pour ne plus former finalement qu'un filament plus ou moins aplati. Cette barbule modifiée se réduit, et vers la terminaison de la barbe, n'est plus qu'un rudiment plus ou moins appliqué contre celle-ci. Ce plan d'organisation se retrouve chez nombre de Trochilidés, dans les plumes de contour peu modifiées, notamment dans toutes les plumes métallisées « vertes » de type banal, primitif si l'on veut. C'est à partir de ce type que nous avons fait dériver les plumes lumineuses par différenciation progressive des éléments barbulaires. Or, ces plumes vont également se modifier dans les grands traits de leur morphologie. Comme l'a déjà avancé Miss Newbigin, c'est au niveau de la zone médiane de la plume que commence à se différencier la partie brillante, la zone terminale terne étant parfois presque imperceptible, ou subissant du moins une évolution variable selon le type de plumes considéré. Les exemples qu'avait donnés Miss Newbigin concernaient *Eustephanus galeritus* et *Eustephanus fernandensis* ; les deux sexes chez *E. galeritus* et les femelles seules chez *E. fernandensis* ont sur chaque plume de la gorge une tache centrale métallisée, pattern qu'on retrouve d'ailleurs chez les femelles d'autres espèces, tels les *Oreotrochilus*. C'est de ce type de plumes qu'elle faisait dériver les autres plumes lumineuses.

Un premier stade dans ce sens nous est offert par des plumes pourtant en apparence très brillantes, c'est-à-dire offrant déjà des barbules très différenciées, avec lamelle supérieure, mais présentant cependant encore une décroissance régulière des barbules jusqu'à la terminaison de la barbe. C'est par exemple le cas des supra-caudales d'*Helianthea helianthea*, dont la bordure est le plus souvent plus ou moins dépigmentée. Cette même dépigmentation de la bordure des plumes se retrouve fréquemment ailleurs. C'est ainsi que même les formes à coloration terne et à plumes peu évoluées que l'on appelle « ermites » (les *Phaethornis* par exemple) ont des plumes dorsales verdâtres métallisées présentant une bordure plus claire, terne et jaunâtre.

Le stade suivant consiste en une régression des barbules terminales et subterminales. Certains *Saucerottia* par exemple (*Saucerottia cyanifrons* notamment) ont une bordure beaucoup moins apparente que celle des plumes précédemment étudiées, mais encore visible. Dans leur cas, les dernières barbules, d'ailleurs décolorées, ont tendance à tomber au bout d'un temps plus ou moins court, ce qui fait que les barbes d'une plume âgée n'ont qu'un petit pinceau terminal, formé de barbules très réduites. C'est ce qu'on rencontre chez beaucoup de plumes brillantes de Colibris, où les barbes se terminent par un pinceau de barbules filamenteuses, et qui peuvent être soit colorées par de la mélanine (plumes du ventre et de la gorge d'*Helianthea helianthea* et d'*Eriocnemis vestita*), soit incolores (plumes de la gorge de *Thalurania furc. nigrofasciata*). On peut supposer que ce cas

Source : MNHN, Paris

n'est qu'une exagération de ce que l'on observe chez *Saucerottia cyanifrons*, les barbules intermédiaires étant rapidement caduques.

Le stade final est obtenu par la disparition totale de toute barbule terminale, la plume n'ayant aucune frange et se terminant brusquement après une dernière barbule bien différenciée. Au delà de cette dernière barbule, la barbe se prolonge un peu, nue, et ne présente que des indentations à intervalles réguliers, vestiges des insertions barbulaires. On observe en particulier ce fait dans celles de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (bien qu'on observe parfois des rudiments de barbules terminales), dans celles de la gorge de *Selasphorus rufus* et en général dans la plupart des formes du groupe *Archilochus* (46e groupe d'E. Simon).

Certaines plumes se rangent nettement à part quant à leur bordure, qui y est très apparente, blanchâtre, ce qui donne au plumage un aspect des plus caractéristiques. Nous avons déjà étudié les plumes ventrales de *Chalybura Buffoni* ; nous avons vu que chaque barbe porte à son extrémité une série de barbules très modifiées ne renfermant aucun pigment, et dont les plus terminales forment un enchevêtrement assez confus autour de la barbe. Nous avons affaire à une bordure hautement différenciée, qui est persistante dans le cas présent. Il n'en est pas de même chez les *Oreopyra* (en particulier *O. viridipallens*), qui, eux aussi, ont des plumes à bordure blanche très apparente sur la gorge, mais où il existe un stade caractérisé par une absence de bordure.

Il faut évidemment remarquer que pour donner toute sa valeur à la comparaison entre plumes à bordure persistante et plumes à bordure caduque, il faut comparer entre eux des individus au même stade de plumage, ou mieux encore, une série de spécimens capturés à différentes époques ; c'est la seule manière de se rendre compte des différences existant entre eux, car l'aspect que peut présenter une plume varie dans une certaine mesure avec son âge par rapport à la mue : portant des barbules terminales aussitôt après la mue, quand elle vient de pousser, elle est susceptible de les perdre au bout d'un temps plus ou moins long. C'est dans ce sens qu'il faut interpréter ce que nous venons de dire ; certaines plumes lumineuses conservent leur bordure pendant toute leur durée d'existence, d'autres les perdent plus ou moins rapidement, au point que certaines d'entre elles n'en montrent pratiquement jamais et ne conservent que les marques d'insertions barbulaires sur l'extrémité de leur barbe. Nous assistons à une évolution conduisant des plumes relativement primitives à des types plus évolués, ne comprenant que des barbules lumineuses, qui paraissent ainsi terminales.

f. Microstructure de la barbule.

Nous venons d'étudier successivement les différents stades de différenciation que l'on peut distinguer parmi les plumes des Trochilidés : plumes

Source : MNHN, Paris

ternes, plumes métallisées, plumes lumineuses dépourvues de lamelle supérieure, plumes lumineuses pourvues d'une telle lamelle. Nous avons cependant réservé, pour examiner leur structure plus en détail, la microstructure des éléments que nous qualifions alors de « différenciés » ou de « lumineux ».

La structure fine de la barbule est assez délicate à mettre en évidence par suite de la difficulté que l'on rencontre à faire des coupes suffisamment minces dans des objets d'aussi petite taille et d'une telle résistance au rasoir. On arrive cependant à avoir des préparations assez nettes en utilisant la technique que nous avons indiquée plus haut.

Nous avons déjà eu l'occasion d'étudier des coupes transversales menées dans la zone basale de barbules peu ou faiblement métallisées ; nous avons vu, en examinant des barbules de plumes sans aucun reflet, que la lamelle inférieure était formée là de quelques lamellules cornées, très irrégulièrement disposées et contenant entre elles des grains de pigment mélanique, comme on peut le voir sur des sections de cet organite. L'irrégularité des couches cornées est absolument typique des barbules des plumes ternes. Déjà dans des plumes faiblement métallisées comme celles du dos des *Phaethornis*, nous avons pu distinguer un début de régularisation des lamellules cornées, du moins dans certaines parties de la lamelle. Cette différenciation va s'accentuer chez les plumes vraiment métalliques, par exemple dans les classiques plumes vertes de type banal, telle que celle d'*Heliothea helianthea* que nous avons étudiée (plume dorsale). Nous ne parlerons pas ici de la forme de la section présentée par la partie basale de la barbule de la zone colorée et n'étudierons que la microstructure des couches cornées la constituant. Nous assistons dans le cas présent à une différenciation beaucoup plus poussée que celle que nous a révélée la plume dorsale des *Phaethornis*. La régularité des stratifications est beaucoup plus accusée, en particulier pour les deux ou trois assises les plus externes de la lamelle. Il faut cependant remarquer qu'il existe encore de nombreuses irrégularités, en particulier dans la zone se trouvant près de l'arête axiale. Le pigment mélanique, très abondamment réparti, forme des amas allongés et serrés entre les couches de kératine.

Passons ensuite à l'étude d'une coupe transversale menée dans la partie basale d'une barbule brillante d'une plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (fig. 32). Nous avons vu précédemment la forme générale d'une telle section ; nous parlerons ici successivement de la microstructure des deux lamelles.

1° *Lamelle supérieure*. Nous avons dit plus haut que cette lamelle, qui, rappelons-le, est caractéristique des plumes les plus brillantes des Trochilidés, est pour ainsi dire le seul vecteur de la coloration des plumes où elle existe (sauf quelques exceptions). Nous trouvons dans sa microstructure des éléments tout à fait particuliers la distinguant à ce point de vue de la lamelle inférieure.

Source : MNHN, Paris

Elle est bien entendu formée d'une série de stratifications cornées ; mais alors que dans les types précédents, ces lamellules étaient superposées sans ordre apparent, tout autres sont les faits dans le cas présent. Les 4 ou 5 premières lamellules de kératine sont très nettement disposées en strates bien régulières et d'épaisseur sensiblement constante. Il y a très peu de pigment interposé entre les couches externes, pas du tout même entre les deux ou trois premières.

Lorsqu'on considère les couches plus internes, on constate qu'un changement intervient après les 4 ou 5 plus externes dont nous venons de parler. Les assises ont tendance à perdre un peu leur régularité ; de plus, la mélanine devient beaucoup plus abondante, formant des amas allongés entre les lamellules cornées. On distingue nettement cette zone médiane à sa pigmentation beaucoup plus intense.

Fig. 32. — Coupe de barbule brillante d'une plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (au niveau des deux lamelles).

Enfin, la partie inférieure de cette lamelle a encore une structure laminée, mais celle-ci a perdu toute régularité et les lamellules cornées sont beaucoup plus épaisses. On distingue facilement cette zone de celle qui la surmonte par sa très faible pigmentation : il n'y a en effet que quelques grains de mélanine interposés çà et là entre les couches cornées.

On peut donc en gros distinguer trois zones de haut en bas dans la lamelle supérieure : d'abord une zone formée d'une série de lamellules cornées, très régulièrement disposées et dépourvues de pigment ; puis une zone médiane encore assez régulièrement stratifiée, quoique beaucoup moins que celle qui la surmonte, mais riche en mélanine qui y forme d'importants amas ; enfin une zone basale où toute régularité des couches cornées a disparu et où le pigment est rare.

2° *Lamelle inférieure.* Celle-ci, dans la région de l'arête axiale, présente encore une série de strates faisant suite aux deux premières zones de la lamelle supérieure. La disposition que nous avons étudiée ci-dessus se continue donc dans cette partie. Mais on assiste à un rebroussement particulièrement net vers l'extérieur de la barbule. La figure 32 rend compte de ces dispositions mieux que ne pourrait le faire une description. La lamelle inférieure donc, comme la supérieure, est formée d'une série de lamellules cornées ; sa structure fine est cependant totalement différente. On ne peut y observer la division en zones qui caractérise la lamelle supé-

Source : MNHN, Paris

rieure. Les lames de kératine sont ici beaucoup plus épaisses et sans aucune régularité. On y trouve par place des amas de mélanine. Ce n'est guère que vers son bord libre, ventral, que la lamelle inférieure présente une structure plus régulièrement feuilletée, avec interposition de pigment, ce qui rappelle un peu ce que nous avons vu précédemment ; cette structure correspond évidemment à la luminosité apparente du bord libre, ventral, de la lamelle inférieure dont nous avons déjà parlé en étudiant la morphologie de la barbule.

L'extrême originalité de la section de la barbule brillante de *Chrysolampis mosquitus*, telle que nous venons de la décrire (empressons-nous de dire qu'on retrouve en gros la même structure dans toutes les barbules brillantes de Trochilidés), réside dans la complexité de sa microstructure et dans la régularité des premières assises de la lamelle supérieure. C'est vers une telle régularité que nous avons vu tendre la différenciation des plumes métalliques étudiées avant le cas présent. Cette structure feuilletée, résultant de la superposition régulière des lamellules cornées entre lesquelles n'existe pour ainsi dire pas de pigment, n'est retrouvée nulle part ailleurs. C'est donc à elle que l'on doit très probablement attribuer les couleurs si vives et irisées caractérisant les plumes de parure des Colibris.

Fig. 33. — Coupe transversale de barbule brillante d'une plume de la gorge de *Thalurania furc. nigrofasciata* (au niveau des deux lamelles).

L'écartement des lamellules est très difficile à évaluer par les moyens directs d'observation ; les couches cornées sont en effet très minces et leur épaisseur est à la limite de la visibilité du microscope. Nous avons pu compter environ 5 à 6 couches régulières chez les plumes rouges de la gorge de *Selasphorus rufus*, dont chacune avait environ 0,25 µ d'épaisseur. Ce chiffre n'est qu'un ordre de grandeur, vu la difficulté de mesurer des longueurs aussi faibles ; de plus, le fait de couper des organes a pu changer l'agencement rigoureux des lamellules cornées. On n'arrive évidemment pas à mettre en évidence une différence quelconque d'épaisseur de ces organites suivant le type de plumes, ou selon la coloration présentée par la plume examinée. On peut considérer d'une manière générale que ces couches cornées ont une épaisseur de l'ordre de 0,20 à 0,25 µ.

La première strate de kératine paraît souvent beaucoup plus importante que les autres. Cette apparence est due à la réfringence marquée de la kératine par rapport au milieu de montage. Il en résulte une auréole qui tend à augmenter l'importance de cette couche, semblablement à ce

Source : MNHN, Paris

que l'on observe autour de bien des objets de petite taille examinés à un fort grossissement.

La même structure de la barbule apparaît évidemment sur des coupes longitudinales de la barbule brillante. Sur celles-ci on distingue de plus la division en « cellules » ; à l'intérieur d'une telle unité, la succession des couches est comparable à celle que nous avons décrite plus haut. Mais au niveau de chaque séparation, les couches se confondent presque entièrement, se serrant les unes contre les autres, tandis que le pigment disparaît entièrement.

Examinons maintenant une coupe transversale menée dans la lamelle inférieure d'une barbule brillante d'une plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis* (dépourvue, comme nous l'avons vu ci-dessus, de lamelle supérieure). Nous avons déjà vu la forme générale d'une telle barbule (fig. 17 b). Nous y distinguons nettement une structure interne feuilletée, en tous points semblable à celle des premières zones de la lamelle supérieure de *Chrysolampis mosquitus*. Faisons remarquer qu'il y a cependant deux différences : d'une part, le pigment est plus abondant ; d'autre part, la zone inférieure du complexe laminé est beaucoup moins développée, la quasi totalité de la lamelle étant assez régulièrement feuilletée. Cette barbule, constituée seulement par la lamelle inférieure, possède donc la microstructure typique des lamelles supérieures des barbules les plus brillantes, en particulier la régularité des couches cornées externes ; le pigment existe cependant en plus grande abondance, même entre les strates les plus externes.

Enfin, signalons encore la microstructure des curieuses plumes noires de la gorge d'*Anthracothorax nigricollis*, dont nous avons déjà étudié plus haut la morphologie (voir p. 153). Nous décrirons ici des coupes menées transversalement dans leurs barbules, celles-ci étant aussi dépourvues de lamelle supérieure, afin de pouvoir les comparer aux coupes que nous venons d'étudier. Les faits se présentent en gros de la même manière ; mais le pigment est si abondant qu'il masque presque entièrement la structure feuilletée. Il est abondant dans toute la moitié supérieure de la barbule, tandis que la partie inférieure en est presque entièrement dépourvue, si ce n'est une couche se trouvant tout près du bord. Alors que dans les plumes lumineuses nous avons affaire à une interposition peu importante de pigment entre les couches feuilletées, celles-ci restant très visibles chez *Anthracothorax nigricollis*, les feuillets cornés ne servent que de support au pigment noir et disparaissent presque entièrement, étant pour ainsi dire masqués par la mélanine.

Les faits se présentent de la même manière dans une barbule d'une plume rousse, par exemple celle que l'on rencontre dans le plumage d'*Aglaeactis cupripennis*. Dans ce cas, l'eumélanine est simplement remplacée par de la phaeomélanine.

Si nous mettons à part le dernier type de plume que nous venons d'étudier, nous pouvons dire que la microstructure feuilletée est obtenue par la

Source : MNHN, Paris

succession de lamellules cornées, dont l'épaisseur est de l'ordre de 0,20 à 0,25 μ ; si nous considérons des plumes de plus en plus métallisées (nous avons déjà parlé des premiers stades de différenciation qu'on peut déceler parmi les plumes ternes), nous assistons à un développement de plus en plus important de ce système stratifié, en même temps que s'accroit la régularité des couches le composant. La teneur en pigment mélanique, ainsi que sa répartition, restent par contre dans une certaine mesure variables.

3. Cohésion entre les barbules

Quelle que soit l'apparence extérieure de la plume, la cohésion qui existe entre les différentes barbules d'un même vanulum, d'une part, entre barbules insérées sur les barbes voisines, d'autre part, est assez caractéristique des Trochilidés. La plume lumineuse en particulier a le plus souvent l'aspect d'une plaque ; il doit exister des organites qui fixent les différents éléments de la plume entre eux. Nous verrons qu'ils sont de plusieurs sortes.

Ce sont les mêmes dispositifs anatomiques que ceux que l'on trouve dans les pennes de beaucoup d'oiseaux ; ils sont beaucoup moins développés que dans ces plumes dont rigidité et cohésion sont exigées par le travail mécanique qu'elles ont à fournir. Nous décrirons rapidement les modifications qu'on rencontre chez les plumes brillantes de Trochilidés, et dont les variations suivant les types ne portent que sur des points de détail.

Prenons comme exemple une plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*, dont on connaît l'apparence extérieure compacte, et examinons par sa face ventrale (ou inférieure) la zone intermédiaire, à l'extrême base de la zone lumineuse.

Il faut avant tout insister sur la différence qui existe entre la barbule interne et la barbule externe de chaque vanulum. Les barbules internes tout à fait basales sont sensiblement rectilignes sur toute leur longueur, le pennulum se trouvant en gros dans le prolongement de la partie proximale, avec laquelle il ne forme en tous cas qu'un angle très ouvert. Tantôt la lamelle inférieure se termine régulièrement et se continue par le pennulum, tantôt elle différencie une dent ventrale, prolifération de sa partie la plus distale. Les articles du pennulum se terminent distalement par des appendices dorsaux et ventraux en forme de pointes, assez larges à leur base pour les cils dorsaux, plus étroits pour les cils ventraux qui ont tendance à s'allonger. Les appendices ventraux sont dirigés en dessous du pennulum (dans les conditions de l'observation, c'est-à-dire quand on observe la plume par sa face ventrale).

Lorsqu'on examine une barbule située un peu plus distalement sur la barbe, on assiste à la différenciation d'organites qui vont prendre rapide-

Source : MNHN, Paris

ment de l'importance ; les deux premiers segments ou le premier seul du pennulum peuvent former des *hamulus*, qui ne sont au fond que des cils ventraux modifiés et très allongés. Ces hamulus existent dans toute une série de barbules de la zone brillante, mais ne sont cependant de loin pas aussi développés dans les barbules terminales de chaque ramus. Dans ces

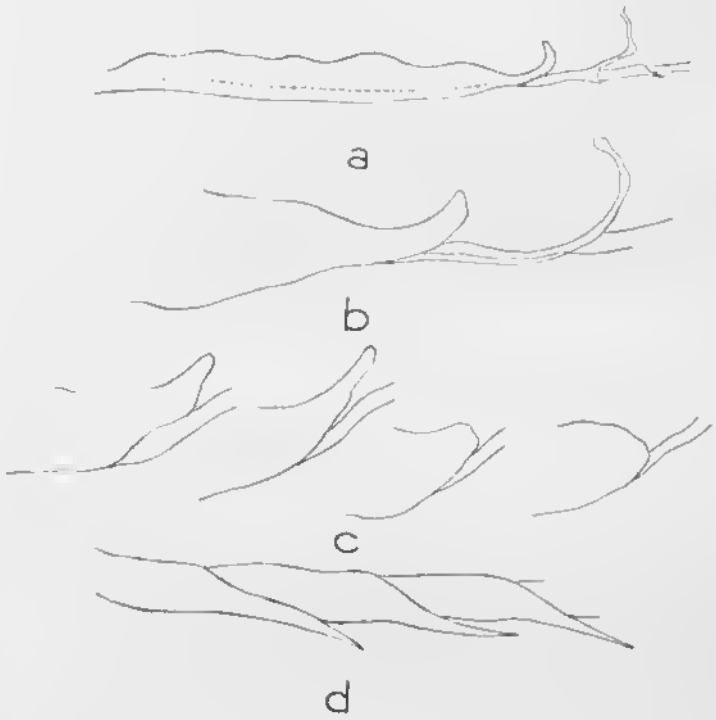

Fig. 34. — Barbule de la région intermédiaire d'une plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*. — a. Barbule entière, vue par la face inférieure montrant la dent ventrale et le hamulus ; c. Variation dans la forme et l'importance de la dent ventrale ; d. Partie fortement grossie du pennulum, montrant la structure articulée et les dents distales terminant chaque article.

régions terminales, chaque barbule présente le plus souvent l'indice d'un crochet, mais celui-ci n'est plus fonctionnel. Il faut également remarquer que dans cette zone l'orientation du pennulum a changé ; ce dernier ne présente en effet que sa tranche dans le sens antéro-postérieur de la plume.

Les barbules externes sont morphologiquement beaucoup plus simples au point de vue système d'accrochage. Elles sont formées d'une arête axiale assez épaisse, avec une lamelle inférieure allongée se terminant par un pennulum portant peu de cils, — ceux-ci en tous cas très peu développés — sous forme de simples pointes. Ce sont des barbules falciformes, où le pennulum se continue insensiblement depuis la base. Il n'y a aucune

Source : MNHN, Paris

barbicelle, si ce n'est quelques pointes dorsales plus ou moins bien développées. Si nous envisageons des barbules plus distales, nous constaterons qu'elles se sont différenciées, notamment par l'adjonction d'une lamelle supérieure ; le pennulum reste cependant simple et sans barbicelles importantes. Quand les barbules sont parfaitement différenciées en organes brillants, la barbute externe ne se distingue pour ainsi dire pas de la barbule interne dans sa partie basale (formée de deux lamelles superposées) ; mais elle n'a jamais ni hamulus ni dent ventrale. De plus, l'angle barbulaire dans l'une et l'autre des barbules est différent (voir tableau I).

Les barbules ainsi constituées s'intriquent assez rigoureusement à la base, les barbules internes d'une barbe venant s'accrocher aux barbules externes d'une barbe voisine. Chaque barbule externe est ainsi accrochée par le hamulus d'une au moins des barbules internes opposées.

On conçoit que de cette manière, non seulement sera assurée la cohésion à la base entre barbes voisines, mais que les barbules successives de chaque barbe seront elles-mêmes maintenues étroitement en contact.

Plus distalement, en pleine zone brillante, la cohésion est moins forte entre barbules opposées qui ne se croisent plus. Le parallélisme entre ramus est assuré par la fixation à la base telle que nous venons de la décrire. Les pennulums sont parallèles et comme emboîtés les uns dans les autres, chacun maintenant le pennulum de la barbule voisine qui le précède distalement. De plus, les pennulums des barbules appartenant à la barbe voisine sont eux-mêmes parallèles aux premiers, et viennent plus ou moins s'intriquer avec eux. On conçoit le rôle que peuvent jouer les cils ventraux et dorsaux qui se trouvent le long des pennulums. L'ensemble de ces organites distaux de la barbule, pennulums et leurs appendices, forment cette petite ligne blanchâtre que l'on observe à la loupe, en bordure de chaque ramus, en saillie par rapport aux barbes.

Le mode d'association entre les barbules d'une plume brillante de Trochilidé, tel que nous venons de la décrire chez *Chrysolampis mosquitus*, se retrouve dans ses grandes lignes dans la plupart des cas ; il existe cependant un assez grand nombre de variations, avec des différences de cohésion entre les éléments d'une même plume, auxquelles peuvent être imputées des différences d'aspect extérieur suivant le type envisagé.

Il y a d'abord des variations dans la manière dont se termine la lamelle inférieure des barbules internes, qui forme souvent distalement une dent ventrale bien caractérisée. Peu développée chez les plumes de la gorge d'*Eugenes fulgens*, où la lamelle inférieure presque carrée ne se développe guère dans sa portion distale, elle prendra un plus grand développement chez d'autres plumes : cette dent peut même être double chez les supracaudales d'*Eriocnemis vestita*.

Les hamulus eux-mêmes, quoique assez stables dans leur morphologie, peuvent varier quant à leur nombre et à leur orientation. Il n'y en avait qu'un par barbule dans les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* ;

Source : MNHN, Paris

nous en avons trouvé deux dans la plupart des autres plumes que nous avons examinées, par exemple les plumes ventrales de *Chalybura Buffoni*.

Leur forme pourtant est assez constante pour ne pas intervenir dans les distinctions que nous pouvons faire entre les différents types de plumes de Trochilidés. Ils ont parfois la forme de simples crochets recourbés dans leur partie distale ; mais le plus souvent leur morphologie est un peu plus complexe : ils ont la forme de filaments recourbés à angle droit dans leur partie médiane ; au voisinage de cette courbure se trouve une protubérance dorsale plus ou moins accusée ; leur partie terminale forme un crochet bien marqué, avec l'extrémité renflée.

Nous avons vu que dans la zone lumineuse des plumes de la gorge de *Chrysolampis rosquitus* les barbules ne comportent pas de hamulus bien développés. On ne distingue au niveau où il devrait se former qu'un tout petit crochet fonctionnel. Au contraire, dans la zone brillante des plumes dorsales d'*Aglaeactis cupripennis*, même chez les barbules internes les mieux différenciées, subsiste un hamulus bien développé, en forme de crochet dirigé vers l'intérieur du vanulum. On conçoit le rôle que peuvent jouer de telles formations vis-à-vis des pennulums des barbules externes auxquelles les barbules qui les portent s'opposent. Il se produit un accrochage beaucoup plus rigoureux que dans les exemples que nous avons envisagés jusqu'ici. Ceci correspond à une cohésion plus grande entre les différents ramus. Il est évident que ce dispositif anatomique, qui entraîne une cohésion très poussée des barbules, contribue, dans une large mesure, à expliquer l'aspect extérieur si particulier du plumage des *Aglaeactis*.

Bien que possédant un aspect très différent des précédentes, les plumes ventrales de *Chalybura Buffoni* sont, elles aussi, extrêmement cohérentes. Ce fait est lié en particulier à l'existence de 2 hamulus bien développés (fig. 35), formant un système d'accrochage particulièrement efficace. Ces hamulus existent aussi chez *Aglaeactis*, même dans les barbules bien différenciées de la zone brillante.

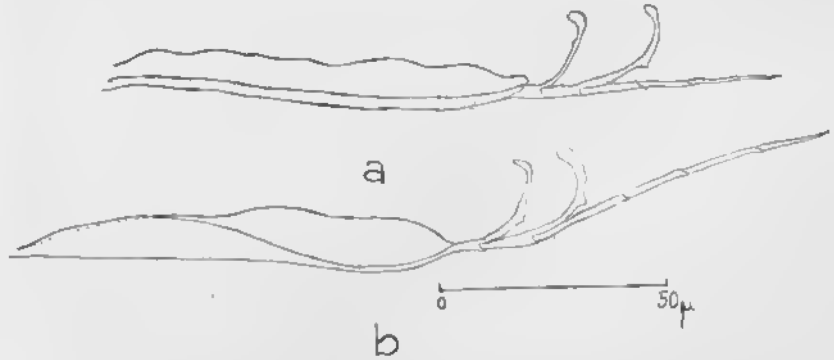

Fig. 35. — Barbules de la plume ventrale de *Chalybura B. Buffoni*, vues par la face ventrale, montrant les hamulus. — **a**. Barbule indifférenciée de la zone intermédiaire; **b**. Barbule différenciée de la zone brillante.

Source : MNHN, Paris

Enfin nous avons étudié comparativement des plumes non lumineuses provenant de Trochilidés divers ; nous y avons toujours trouvé des barbicelles servant à accrocher les barbules entre elles ; mais ces organites sont en règle générale moins développés, même à la base de chaque ramus, et n'existent plus pour les barbules distales de la plume.

Le rôle des différents organites dont nous venons de parler peut se résumer ainsi ; les barbules de la zone basale de chaque ramus assurent le parallélisme entre les barbes en s'accrochant de chaque côté avec les barbules des ramus voisins. A la base de chaque barbe, les barbules de deux barbes successives se croisent largement. Les positions relatives des différents organites changent pour des barbules plus distalement placées sur la barbe, en particulier l'orientation du pennulum, qui devient presque parallèle à la barbe. La cohésion entre ramus est assurée à ce niveau par l'intrication des pennulums, et ceci d'une manière d'autant plus lâche que l'on s'approche de la bordure de la plume.

D'après ce que l'on sait actuellement des plumes lumineuses rencontrées chez les oiseaux en général, ce mode de liaison n'existe que chez les Trochilidés. Dans les plumes brillantes d'autres oiseaux métalliques, la structure de la barbule ne permet pas une telle cohésion (voir p.). L'aspect général de la plume en est considérablement affecté. Ceci explique, en partie du moins, qu'il n'y a que les Trochilidés pour présenter des plumes aussi compactes, véritables squames lumineuses.

C. STRUCTURE DES BARBULES ET COLORATION DANS LES PENNES

Il n'entre pas dans notre sujet de décrire les modifications qu'entraine l'effort mécanique très intense qu'ont à fournir les pennes, en particulier les rémiges des Trochilidés. On sait que ces oiseaux ont un vol vibré des plus remarquables, qui leur est d'ailleurs propre : on conçoit qu'une telle biologie du vol nécessite des plumes motrices d'une très grande cohésion. Ce fait se traduit par la différenciation d'une série d'organites d'accrochage très importants, destinés à venir s'accrocher avec les barbules provenant de la barbe voisine : dents ventrales, hamulus ont un grand développement. De plus, le pennulum, qui prend une grande importance, est large et porte une série de cils tant ventraux que dorsaux. Les barbules s'intriquent d'une manière rigoureuse et forment un ensemble à la fois souple et très résistant. Ajoutons que le vol vibré a également modifié profondément la forme de chaque rémige et même de l'aile ; nous ne faisons que rappeler ici la morphologie de celle-ci, qu'on ne retrouve avec de telles caractéristiques que chez les Trochilidés. Nous n'insistons pas sur ces détails, qui sortent du cadre que nous nous sommes assigné ; le lecteur trouvera d'ailleurs dans la récente étude de SICK (1937) nombre de détails concernant cette partie du plumage examinée sous l'angle des modifications

Source : MNHN, Paris

en vue du vol. Nous n'étudierons ici que les modifications susceptibles d'affecter les pennes au point de vue chromatique.

Toutes les plumes de Trochilidés présentent une tendance marquée à la métallisation ; celle-ci atteint la presque totalité des plumes de contour. Or, on observe une évolution parallèle des pennes qui tendent elles aussi à devenir plus ou moins intensément métalliques. Les rémiges sont en général peu métallisées ; leur coloration est dans la plupart des cas brun-noirâtre, terne. On observe cependant parfois une métallisation plus apparente, conduisant aux deux seules espèces à rémiges vraiment métalliques : *Eulampis jugularis* et *Pterophanes cyanopterus*. Au contraire, les rectrices sont plus souvent plus ou moins brillantes.

La structure des pennes, est, avons-nous dit, profondément transformée en rapport avec l'effort mécanique que ces plumes ont à fournir. Ce fait entraîne en particulier une modification de la lamelle inférieure (= lamelle basale), qui tend à s'élargir. Or, nous avons vu que chez les Trochilidés, les modifications morphologiques en rapport avec le caractère « optique » des plumes de contour intéressaient la base des barbules : nous avons affaire à une *modification basale*. Dans le cas des Trochilidés, il n'y a donc pas antagonisme entre les deux ordres de modifications ; le parallélisme est au contraire remarquable. On conçoit aisément que les lamelles inférieures des barbules des pennes déjà élargies en vue de l'effort mécanique, ne demanderont qu'une différenciation dans leur microstructure pour posséder un éclat métallique dont l'intensité est fonction du degré de différenciation atteint par les lamelles inférieures.

Faisons remarquer que ce parallélisme n'existe pas chez les Nectariniidés. Certains oiseaux de cette famille présentent une frange métallisée en bordure de leurs rectrices. Or, l'étude microscopique de cette partie de leur plumage nous apprend que les barbules la composant ont suivi la même évolution que les barbules de plumes de contour lumineuses : ces barbules sont modifiées *distalement*, le pennulum étant, comme on sait, la partie qui se modifie chez les Nectariniidés pour former la zone « différenciée » en vue de l'effet chromatique. Il en résulte qu'aucune cohésion ne saura exister entre ces barbules filamenteuses. Au contraire de ce qui se passe chez les Trochilidés, modifications chromatiques et modifications mécaniques sont opposées.

Lorsque nous parlons de différenciation lumineuse chez les pennes de Trochilidés, spécifions tout de suite qu'il ne saurait être question de lamelles supérieures que ne présentent jamais ces plumes. L'effet lumineux est obtenu grâce à la différenciation de la seule lamelle inférieure. Disons tout de suite aussi qu'il n'y a jamais réellement des plumes lumineuses et que rémiges et rectrices n'ont le plus souvent que des reflets métalliques plus ou moins accusés. Il existe d'ailleurs au point de vue coloration et morphologie des passages entre les plumes de contour proprement dites et les pennes. Nous pensons en particulier à certaines grandes couvertures de

Source : MNHN, Paris

l'aile, celles d'*Eulampis jugularis* par exemple (fig. 36). Ce sont des plumes brillantes, dont l'éclat est aperçu quand l'observateur les regarde à peu près normalement à leur surface. Observées au microscope, elles paraissent très cohérentes, les barbules étant efficacement intriquées les unes dans les autres, d'une manière qui rappelle déjà un peu celle des pennes, selon le cas très général chez tous les oiseaux. Chaque barbule montre une lamelle inférieure très développée, large, avec une arête axiale ; par contre, il n'y a pas de lamelle supérieure. Mais ce qui différencie ces plumes de leurs homologues des autres oiseaux, c'est la microstructure des barbules qui, sur des coupes transversales, montrent nettement la structure laminée,

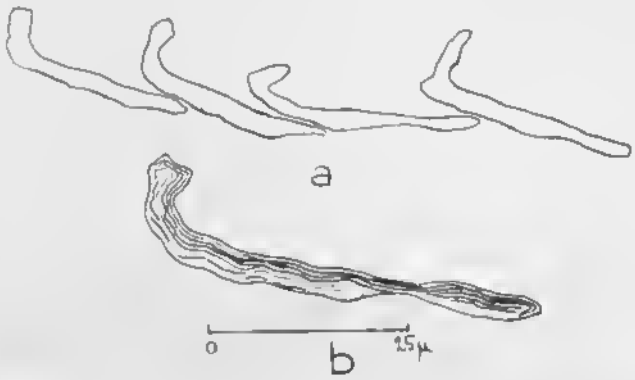

Fig. 36. — Coupes transversales de barbules brillantes de couverture de l'aile d'*Eulampis jugularis*. — **a.** Série de barbules successives montrant leurs positions relatives; **b.** Coupe fortement grossie, montrant l'arête axiale et la lamelle inférieure bien développée, présentant une structure laminée.

avec lamelle inférieure comprenant une série de stratifications assez régulières et une richesse en pigment assez grande, d'où leur aspect métallisé.

On conçoit aisément qu'une structure analogue puisse exister dans les lamelles inférieures des rémiges et rectrices. En examinant comparativement des coupes faites dans des lamelles inférieures de rectrices métallisées et de rectrices ternes, on retrouve les différences que nous avons trouvées entre les types correspondants de plumes de contour. Il est évident que comme c'est la lamelle inférieure qui est modifiée au point de vue chromatique, cet effet sera obtenu en examinant la plume normalement à sa surface.

Les rectrices d'un assez grand nombre de Trochilidés sont métallisées, à des degrés divers cependant. Certaines ne présentent que de vagues reflets et paraissent posséder plutôt un certain lustre brillant ; d'autres ont nettement des reflets. Nous pensons particulièrement à la queue de *Chrysolampis mosquitus*, qui est fortement colorée par de la phaeomélanine, mais qui présente, en surimpression dirions-nous presque, des reflets métalliques

Source : MNHN, Paris

assez accusés. Les *Thalurania* ont une queue fortement pigmentée (*Th. colombica*), où nous avons plus que des reflets ; la couleur propre du pigment est complètement cachée, et c'est la coloration optique qui prédomine : le résultat est que la queue de l'oiseau est franchement bleu-violacé. Mais c'est certes chez les *Metallura* que cette apparence atteint son maximum (c'est d'ailleurs à cette particularité qu'ils doivent leur nom) : les rectrices de ces oiseaux présentent en effet des irisations pourprées, violacées et verdâtres, tournant parfois jusqu'au jaune doré, et cela assez intensément, sans que l'on ait jamais affaire bien entendu à de véritables plumes lumineuses à couleur définie. Retenons de tout cela que les rectrices sont elles aussi capables de présenter des reflets métalliques même très intenses. Ces différents stades de différenciation des rectrices montrent que la couleur propre du pigment mélanique peut être de moins en moins apparente, cachée sous les reflets de la métallisation. Faisons toutefois remarquer qu'elle ne disparaît jamais complètement et qu'on la sent présente même quand la métallisation est très accusée.

En examinant des coupes menées transversalement dans les barbules d'une rectrice métallisée, par exemple celle de *Metallura tyrianthina*, nous constatons que la lamelle inférieure est formée d'une série de lamellules cornées, superposées avec plus ou moins de régularité, mais ce ne sont que les plus externes qui sont régulières. Le pigment relativement abondant est compris entre les couches cornées, particulièrement entre les couches les plus internes. Faisons remarquer que, contrairement à ce que nous avons vu pour les plumes lumineuses, les deux faces de la lamelle inférieure montrent une stratification des assises les plus externes : on comprend dans ces conditions pourquoi les deux faces de la rectrice sont métallisées. La face inférieure présente même parfois des reflets plus intenses, tels par exemple *Chrysolampis mosquitus*. La régularité des premières couches cornées augmente si on envisage des rectrices de plus en plus métallisées et atteint son maximum pour les *Metallura*.

D. MORPHOLOGIE DES GRAINS DE PIGMENT CHEZ LES TROCHILIDES

Nous venons d'étudier les barbules des plumes de Trochilidés successivement sous tous leurs aspects ; il nous reste à dire quelques mots des grains de pigment qu'elles contiennent.

Nous avons remarqué que toutes les barbules en sont pourvues en plus ou moins grande abondance (sauf bien entendu les plumes blanches et les barbules incolores formant les bordures de certains types de plumes). Ce pigment est constitué par de la mélanine (sensu lato !) ; il n'y a chez les Trochilidés d'autre pigment que des corps du groupe des mélanines, comme l'analyse chimique nous le confirmera. Faisons cependant remarquer que la plus grande incertitude règne quant à la nature des pigments mélaniques

Source : MNHN, Paris

que l'on trouve dans les plumes d'oiseaux et dont on ignore à peu près tout actuellement. Leurs propriétés chimiques et surtout physiques (en particulier spectres d'absorption et autres caractéristiques optiques) sont presque inconnues. On ne connaît même pas la relation entre ces deux pigments primordiaux admis généralement : eumélanine et phaeomélanine. Aussi nous bornerons-nous ici à quelques considérations d'ordre morphologique.

On observe quelques différences dans la forme des grains de pigment suivant la région où ils se trouvent. Dans la barbe, qui ne joue aucun rôle dans l'effet lumineux, ces grains ont des formes absolument banales. Sur des coupes transversales menées dans cet organe, on trouve des grains de mélanine de forme assez variée, pouvant se ramener soit à des sphérules, soit à de petits bâtonnets s'assemblant et se plaçant bout à bout pour former de petites chaînettes. Il est évident que l'on trouve toutes les formes de passages entre ces deux cas extrêmes.

Fig. 37. — Grains de pigment (mélanine) de la barbe de plumes de la tête de *Chrysolampis mosquitus* (a), du ventre de *Chalybura B. Buffoni* (b) et du ventre d'*Helianthea helianthea* (c).

Vus au microscope, en éclairage transmis, ces grains de pigment ont une coloration elle aussi assez variable, allant du noirâtre au brun très clair, presque jaunâtre, en passant par toute la gamme des bruns. La couleur la plus fréquente est le brun assez clair.

Nous avons déjà parlé de la répartition des grains de mélanine à l'intérieur de la barbe. La forme de ceux-ci n'est en aucun cas spécifique, car elle se retrouve pratiquement inchangée dans toutes les espèces que nous avons analysées à cet égard, et même dans les plumes de types d'oiseaux très différents des Trochilidés.

Dans les parties non lumineuses, en particulier dans les parties terminales des barbules des plumes grises (par exemple ventre de *Phaetornis Guyi* femelle), les grains de pigment mélanique sont très petits et paraissent très foncés.

Un peu différente est la forme des grains de pigment dans les barbules

Source : MNHN, Paris

de plumes brillantes. Ils ont le plus souvent la forme elliptique, parfois allongée (par exemple dans les supra-caudales d'*Eriocnemis vestita*), parfois plus ramassée (plumes dorsales d'*Aglaeactis cupripennis*). Ces grains de pigment paraissent généralement très denses et ont au microscope une coloration plus ou moins claire.

Que ce soit de l'eumélanine ou de la phaeomélanine, ces grains se présentent de la même manière, aussi bien dans les barbes que dans les barbules. Stresemann (1927) avait cru pouvoir établir une relation entre la forme des grains de pigment et la nature de ceux-ci ; les grains de phaeomélanine seraient arrondis, alors que les grains d'eumélanine seraient plus allongés. Nous n'avons pas vérifié cette affirmation chez les Trochilidés, où chacune de ces deux substances pigmentaires constitue indifféremment des amas ayant toutes les formes que l'on peut imaginer. Nous ne pouvons en cela que confirmer l'opinion de Frank (1939).

Nous avons dit que les grains de pigment semblaient disposés en mosaïque dans les barbules brillantes. Nous insistons sur cette répartition qui est notablement différente de celle que l'on observe chez les plumes brillantes des Nectariniidés : dans les barbules de ces derniers, on distingue de longues îles longitudinales de grains de pigment mélanique, comme nous aurons d'ailleurs l'occasion de le voir rapidement plus loin.

En étudiant la microstructure des barbules brillantes et des lamelles les constituant, nous avons vu que les grains de mélanine étaient inclus à l'intérieur des lamelles, entre les lamellules cornées. Cela dément les affirmations de Greite (1931) qui avançait que les grains de mélanine se trouvaient placés extérieurement à la substance même de la lamelle.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

ETUDE PHYSIQUE DE LA COLORATION DES PLUMES DE TROCHILIDES

1. Pigments. Historique. Théories explicatives de la coloration.

Parallèlement à l'étude morphologique de la plume de Trochilidé, nous avons mené une étude physique de notre objet. Disons tout de suite que, ne disposant ni des appareils nécessaires à une étude poussée, ni de l'entraînement nécessité par le maniement de ceux-ci, pas plus que des connaissances physiques suffisantes pour mener à bien une telle étude, nous nous sommes bornés à quelques expériences qui paraîtront un peu élémentaires pour les techniciens des questions d'optique, du moins pour quelques-unes d'entre elles, mais qui permettent cependant de formuler quelques conclusions intéressantes quant à l'optique de la barbule de Trochilidé. Nous étudierons ici uniquement les couleurs lumineuses des Oiseaux-mouches.

Connaissant la structure de la barbule, on peut se demander comment est produite cette coloration éclatante des plumes de parure des Colibris. On sait que les colorations que l'on trouve chez les oiseaux sont dues principalement à deux sortes de phénomènes (nous mettons bien entendu à part les colorations telles que la « structure bleue » responsable des couleurs bleues) ; les unes, généralement ternes, en tous cas jamais irisées ; les autres brillantes et irisées, variant avec l'incidence de la lumière. On explique les premières par la présence dans la plume de pigments donnant lieu à des colorations d'absorption, ces pigments absorbant sélectivement certaines radiations ; les faits observés relèvent en gros des mêmes causes que pour les fleurs. Les seconds ont une origine beaucoup plus complexe, d'ordre physique variable, tel qu'interférences, diffractions ou réflexions sur substances pigmentaires spéciales.

Chez les Trochilidés, l'hypothèse d'une coloration pigmentaire est à écarter dès l'abord ; l'éclat si particulier et d'une telle intensité ne pourrait être compatible avec la présence de corps absorbants tels que les pigments graisseux. Nous avons vérifié en effet en même temps que la présence de mélanine (au sens large) l'absence de pigments lipochromiques.

La recherche de ces derniers a été effectuée par la méthode qu'avait déjà préconisée KRUKENBERG (1881, 1886). On fait bouillir une plume dans

Source : MNHN, Paris

une solution de soude de concentration moyenne, jusqu'à ce que ses éléments soient désorganisés ; après lavage, on la soumet à l'action de solvants des corps gras où les lipochromes se dissolvent facilement. Nous avons contrôlé la méthode et les produits employés sur des plumes jaunes du ventre de *Buthraupis* (Tanagridés), qui, dans tous les cas, nous ont fourni de belles solutions jaune-vif.

Après avoir soumis au même traitement les plumes de divers Trochilidés, y compris celles présentant des colorations jaunes ou rouges (supracaudales vert-jaune d'*Eriocnemis vestita*, tête et gorge de *Chrysolampis mosquitus*, respectivement rouge-carmin et orange, gorge rouge de *Selasphorus rufus*), nous n'avons jamais trouvé de pigments graisseux dans une quelconque des plumes examinées.

Par contre dans toutes, nous avons mis en évidence la présence de pigments du groupe des mélanines, et cela facilement par extraction à l'aide de lessives de soude plus ou moins concentrées.

Ayant ainsi exclu toute coloration d'absorption, nous devons nous tourner vers une explication « physique » des couleurs de Trochilidés. Et nous nous trouvons en présence des deux grandes théories auxquelles se sont référés tous ceux qui, jusqu'à ce jour, se sont occupés des phénomènes de coloration, aussi bien chez les oiseaux que les insectes, Coléoptères ou Papillons.

Nous avons affaire soit à des *couleurs produites par réflexion dite métallique*, soit à celles que fournit un milieu stratifié ou *couleurs interférentielles*. Voyons rapidement l'évolution des idées au sujet de l'explication susceptible d'être donnée aux faits observés parmi l'ensemble des oiseaux. Les nombreux auteurs qui, depuis une centaine d'années, ont parlé de la structure des plumes et de la coloration des oiseaux et des insectes, ont rapporté les phénomènes observés tantôt à l'une, tantôt à l'autre théorie. Le premier à étudier ces phénomènes est sans doute Altum (1854 *a* et *b*), qui parle déjà de couleurs d'interférence. Un an plus tard, Mewes (1885), décrit la barbule « brillante » de *Lophophorus impeyanus* et rapporte aussi sa couleur à des phénomènes d'interférence.

Tout autre est l'explication de Gadow (1882) qui voit dans les barbules brillantes des formations analogues à des prismes qui disperseraient la lumière en la décomposant, ce qui expliquerait l'irisation souvent observée chez les plumes métalliques. Plus tard Haecker (1890), seul ou en collaboration avec Meyer (1895), abonde dans le même sens.

Walter proposa alors une autre explication (1895). Après une étude physique des couleurs produites par réflexion métallique, en particulier celles de corps tels que la fuchsine, et d'autres pigments du groupe des anilines, cet auteur se demanda si de telles colorations ne se rencontreraient pas aussi chez les animaux, et en particulier chez les oiseaux. Il est le premier à rapporter les phénomènes dont nous nous occupons à des couleurs de surface ou « métalliques », telles qu'elles ont été décrites par

Source : MNHN, Paris

Haidinger, Brewster et Stokes. On trouvera un résumé des arguments de Walter dans un article de Lord Rayleigh (1919). Walter s'appuya surtout sur le comportement en lumière polarisée.

Après lui Strong (1903), étudiant les couleurs métalliques du Pigeon domestique, incline à penser qu'il s'agit de couleurs d'interférences. Michelson (1911), au contraire, défend les idées de Walter par des observations et des expériences de physique.

Nous rappellerons aussi les études de Lord Rayleigh, en particulier son article de 1919, qui défend la théorie interférentielle, ces interférences étant produites par une structure lamellaire (« *periodic structure* »), existant à l'intérieur des parties brillantes.

Plus récemment, nous avons les travaux de Mason (1923) qui, lui aussi, explique les couleurs observées par des interférences. Nous ne faisons que mentionner ici les travaux de Rensch (1925) et d'Elsässer (1925) concernant les plumes brillantes, car nous y faisons suffisamment allusion ultérieurement.

Notons qu'une étude parallèle a été entreprise chez les insectes, et qu'on trouve de précieux renseignements dans la littérature s'y rapportant. Signalons en particulier les travaux de Van Bemmelen (1889), Mayer (1897), Baer (1899), Biedermann (1914), Süffert (1922-1924), et plus récemment un beau travail de A.-P. Mathieu et Mlle Faraggi (1938).

Il est à remarquer que dans tous ces travaux, il n'est fait qu'accidentellement mention des Trochilidés, et que tout en les englobant dans les mêmes conclusions, le matériel sur lequel se basent ces études concerne principalement d'autres groupes aviens. Le travail de Miss Newbigin n'apporte guère de précisions au point de vue optique.

Avant de parler des essais que nous avons tentés sur la plume des Trochilidés, nous voudrions dire un mot sur les deux théories optiques en présence desquelles nous nous trouvons. On trouvera dans les ouvrages de physique supérieure un exposé détaillé de ces questions. Nous emprunterons ces quelques données au traité de Bouasse (1925), ainsi qu'au rapide aperçu qu'en ont donné Mathieu et Faraggi (1938).

1° *Couleurs provenant de réflexion métallique.*

Nous avons affaire à une réflexion sélective d'une portion bien déterminée du spectre sur un corps de nature donnée ; l'effet de coloration provient du fait que les différentes radiations composant la lumière blanche sont inégalement réfléchies, la couleur conférée par le corps réflecteur étant évidemment fonction des radiations les plus intensément renvoyées.

Les colorations observées dans ce cas ne peuvent être assimilées à celles que produisent la plupart des corps « colorés », chez lesquels il s'agit de coloration d'absorption, la lumière blanche pénétrant les premières assises de leur masse, avant qu'une partie en soit renvoyée ; on comprend

Source : MNHN, Paris

qu'une telle lumière soit *filtrée*, et non à proprement parler réfléchie sélectivement.

Les physiciens nous apprennent que pour les substances présentant les phénomènes de réflexion métallique, les couleurs réfléchies sont précisément celles qui sont le plus absorbées par ledit corps ; c'est pourquoi on les rencontre parmi les substances les plus absorbantes, et en particulier les métaux, d'où le nom de réflexion *métallique*, et certains colorants organiques. Il en résulte que la couleur réfléchie sera complémentaire de la couleur transmise.

L'exemple que l'on donne classiquement en physique est celui de la *fuchsine* qui, examinée en lumière transmise est d'un beau rouge carminé, mais qui paraît verdâtre en lumière réfléchie (reflets verts) ; cette couleur apparaît avec une netteté particulière sur les cristaux solides.

Lorsqu'on étudie les variations de l'intensité de la lumière réfléchie en fonction de la longueur d'onde, ou de l'incidence de la lumière sur le corps réflecteur, on trouve que ces faits ne sont pas reliés entre eux par une loi simple et générale ; ils varient également avec les corps considérés. Vu leur complexité, nous ne donnerons pas les relations mathématiques rendant compte de ces faits.

2° *Couleurs produites par la réflexion sur milieu stratifié ou couleurs d'interférences.*

Cette coloration est produite par la réflexion d'un rayon incident sur les deux surfaces délimitant une lame très mince, d'indice très différent par rapport à celui du premier milieu.

Prenons le cas le plus simple, celui d'une seule lame mince sur laquelle tombe un rayon lumineux avec un angle d'incidence donné (fig. 38). Le

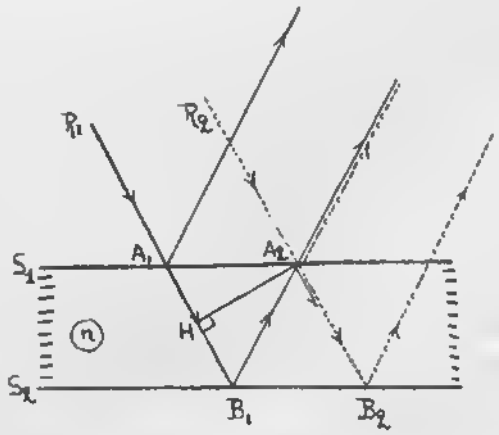

Fig. 38. — Réflexion sur une lame mince (voir légende dans le texte).

Source : MNHN, Paris

rayon R 1 est partiellement réfléchi, partiellement réfracté sur S 1 ; puis se réfléchit, toujours partiellement, sur S 2, tandis qu'une partie du rayon traverse la surface et se retrouve dans le milieu ambiant. Le rayon réfléchi sur S 2 traverse la surface S 1 en A 2 (une partie est réfléchie, mais son intensité est trop faible pour que l'on en tienne compte après deux réflexions, le rayon étant toujours moins intensement réfléchi que réfracté).

Admettons qu'un rayon R 2 de même nature que R 1 tombe sur S 1 avec le même angle d'incidence, en A 2. Les mêmes faits vont se produire, seul le rayon réfléchi en A 2 nous intéressera ici. Admettons que les deux rayons fassent partie d'un même faisceau et soient en concordance de phase. En A 2 ils pourront très bien ne plus l'être ; car alors qu'aux points A 2 et H les deux rayons sont en phase, le rayon provenant de R 1 aura encore à parcourir le chemin optique H B 1 + B 1 A 2, qui représente la différence de chemin optique qui reste à parcourir au rayon R 1. On conçoit que, selon la valeur de cette distance, le rayon pourra arriver en A 2 avec une différence de phase variable, pouvant aller de la concordance absolue (différence de chemin multiple exact de la longueur d'onde), à une opposition de phase (différence de phase égale à un multiple exact de la longueur d'onde plus une demie longueur d'onde), avec tous les intermédiaires. Dans le premier cas, le rayon lumineux sera renforcé, dans le second, il sera éteint. Admettons que les faisceaux incidents soient composés de lumière blanche : seront éteintes toutes les radiations qui seront dans le cas de la discordance de phase, tandis que celles qui sont en concordance seront renforcées. On conçoit aisément qu'il en résultera un effet chromatique.

Dans ce que nous venons de dire, nous avons volontairement simplifié à l'extrême le problème ; notre figure ne tient pas compte des angles de réflexion et de réfraction qui sont différents ; nous n'avons pas non plus tenu compte des variations de la longueur d'onde suivant l'indice du milieu (le problème reste cependant posé de la même manière, car il suffit de parler, comme nous l'avons d'ailleurs fait, de *chemin optique* au lieu de *chemin géométrique*) ; de plus, la position des maxima et des minima est intervertie, car il faut tenir compte d'un changement de phase d'une demie longueur d'onde qui se produit lors de la réflexion sur un milieu d'indice plus élevé.

Il ne se produit certes pas extinction totale de la plus grande partie du spectre, mais une bande plus ou moins étroite « passe » beaucoup plus intensément que le reste des radiations. Cet effet est, on le comprend, considérablement renforcé quand on remplace la lame unique par un système de lames, autrement dit quand on a affaire à une *structure lamellaire*. L'effet obtenu peut être résumé dans un schéma que nous empruntons à Süffert (fig. 39). En abscisses, nous avons porté la différence de chemin optique en m μ ; en ordonnées, les longueurs d'onde du spectre visible en m μ. Prenons un exemple qui éclairera mieux qu'une description les cour-

Source : MNHN, Paris

tes présentées par la figure : pour une différence de chemin egale à 400, une radiation de longueur d'onde de 400 sera éteinte, car il existe une différence de chemin optique de 400 + 1/2 longueur d'onde ; par contre, une longueur d'onde de 800 « passera » renforcée, car la différence de chemin optique sera de 400 + 1/2 longueur d'onde, c'est-à-dire 400 + 800/2 = 800; tes deux rayons seront donc en phase. On conçoit aisément le schéma qui comprend une série de maxima et de minima. Nous verrons le parti que l'on peut tirer de cette figuration un peu simpliste, mais assez démonstrative.

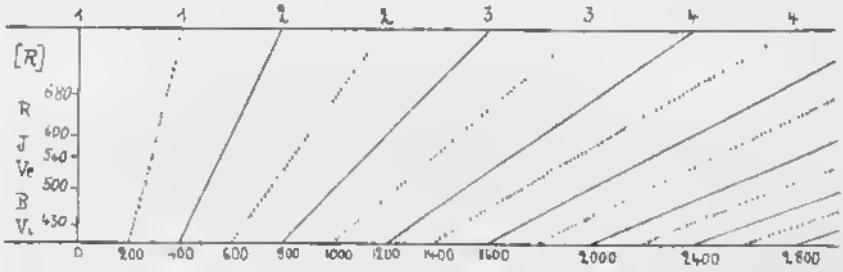

Fig. 39. — Diagramme serrant à l'explication de la réflexion sur une lame mince (lumière réfléchie) (d'après Suffert). Les maxima sont en pointillés, les minima en traits ininterrompus. En abscisses sont portées les différences de chemin optique (en m_μ), en ordonnées les longueurs d'ondes lumineuses (en m_μ). Pour avoir le maximum, pour une différence de chemin optique donnée, il suffit d'élever la perpendiculaire à l'axe des x au point représentatif; cette droite coupera les maxima et minima en des points qui indiqueront les couleurs réfléchies au maximum et minimum. Il est évident qu'il ne s'agit là que d'une représentation schématique. En augmentant la différence de chemin optique, on s'expliquera aisément comment la longueur d'onde du maximum augmentera, puis diminuera brusquement quand on passe à la série de maxima suivante.

Nous nous garderons d'entrer plus avant dans le problème que nous ne pouvons qu'effleurer au point de vue physique. Il a été traité dans toute son ampleur par Lord Rayleigh (1917). Bornons-nous à signaler quelques faits. D'abord, quand au lieu d'observer la lumière réfléchie (observateur et source lumineuse du même côté du système réflecteur), on observe la lumière transmise, la couleur perçue est complémentaire de la première.

Dans le cas de la lumière réfléchie (celui que nous avons examiné), en mesurant les intensités des différentes radiations réfléchies, on constate que le pouvoir réflecteur pour un système et une incidence donnés présente un maximum principal entouré parfois de maxima secondaires, dont l'intensité est en tous cas faible par rapport à celle du maximum principal. Le maximum principal est d'autant plus accusé que le système comprend plus de lames réflectrices.

Lorsqu'on étudie les variations du maximum selon l'incidence, on constate qu'il varie selon une loi simple : quand l'incidence augmente, la courbe

Source : MNHN, Paris

des maxima et des minima se déplace vers les courtes longueurs d'onde, de façon à ce que longueur d'onde

$$\frac{\text{longueur d'onde}}{\cos \alpha} = \text{Constante}$$ (α étant l'angle d'incidence).

Ce fait se comprend aisément en se reportant à la figure 38 : on voit comment la différence de chemin optique peut varier quand varie l'angle d'incidence.

Tout ce que nous venons de dire peut paraître une série de postulats ; ce n'est pas à nous d'en donner une démonstration ici ; nous n'avons voulu que rappeler les principales caractéristiques des systèmes optiques que nous essayons de retrouver dans les barbules brillantes des Trochilidés.

2. Expériences physiques

Après ce rappel de considérations générales, abordons l'étude de la plume brillante de Trochilidé. On peut grouper les essais auxquels nous nous sommes livrés sous quelques rubriques : variation de la couleur suivant l'angle d'incidence ; variation de la couleur sous l'action de liquides variés ; action de pressions exercées sur la barbule ; étude de la composition spectrale et du pouvoir réflecteur vis-à-vis de différentes longueurs d'onde. Nous les examinerons successivement.

1° *Variation de la couleur suivant l'angle d'incidence.*

La couleur que présente apparemment une plume a une composition spectrale compliquée, se composant d'un grand nombre de radiations dont la résultante est déterminée à la fois par leur qualité (longueur d'onde) et leur intensité. Il est impossible de chiffrer avec précision les résultats obtenus. Nous nous contenterons de donner un tableau indiquant les couleurs observées et une courbe approximative pour quelques types de plumes.

La technique employée, assez sommaire, a été la suivante : la plume observée était placée sur un plan noir mat, éclairée sous une incidence de

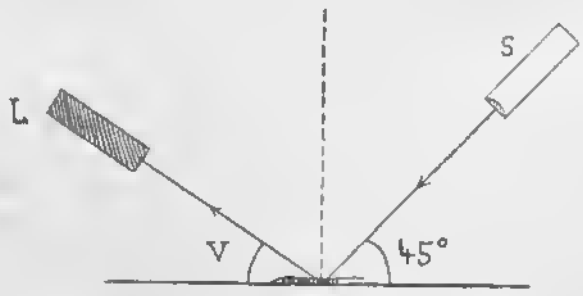

Fig. 40. — Etude de la variation de la « couleur » avec l'angle d'incidence. Schéma du dispositif expérimental : S. Source lumineuse; L. Lunette de visée; V. Angle de visée.

Source : MNHN, Paris

45°. On faisait varier l'angle de visée depuis 0° en orientant une simple lunette de visée sur un disque gradué permettant de chiffrer l'angle (fig. 40).

Le tableau III résume les résultats que nous avons obtenus en examinant ainsi un certain nombre de plumes de Trochilidés.

TABLEAU III

Variations de la couleur de différentes plumes avec l'incidence.

Angle de visée	Eriocnemis vestita	Chrysolampis mosquitus		Heliothea helianthea			Chalybura B. Buffoni	Chalybura B. caeruleigaster
	Sus-caudales	Gorge	Tête	Gorge	Front	Sus-caudales	Ventre	Ventre
20°							Bleu violacé	Violacé
30°								
40°	Violacé	Vert	Jaune doré		Bleuâtre			
50°		Vert-jaune	Rouge clair	Violet	Bleu-vert	Bleu-violet	Bleu	Violacé
60°	Bleu				Vert-vif			
70°		Jaune doré	Rouge vermillon				Bleu vert	
80°						Bleu vert		
90°	Vert-vif		Rouge carmin		Vert clair			
100°		Jaune orangé					Vert	Bleu
110°			Rouge sombre			Bleu vert		
120°		Orangé		Bleu violet				
130°	Vert-jaune				Vert			
140°								

Source : MNHN, Paris

On rappelera que pour être tout à fait exact, il faudrait tenir compte de l'angle que font les lamelles supérieures, lorsqu'elles existent, avec le plan de la plume ; angle, nous l'avons vu, variable selon la plume envisagée. Pour ne pas compliquer les choses, nous n'en avons pas tenu compte ; nous ne voulons voir que les variations de la couleur réfléchie avec l'angle d'incidence : or, l'angle d'incidence de la lumière sur la plume et le véritable angle d'incidence sur la lamelle brillante varient dans un même sens.

Nous avons par ailleurs figuré sur une courbe (fig. 41) la variation de la couleur de la plume en fonction de la longueur d'onde ; la couleur portée en ordonnées représente en gros la valeur du maximum, c'est-à-dire la portion spectrale la plus intensément réfléchie. En abscisses sont figurés les angles d'incidence.

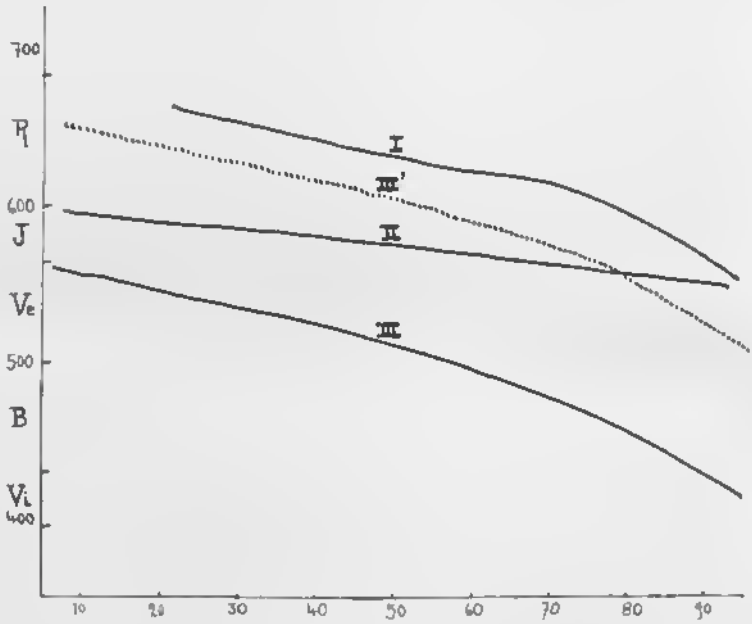

Fig. 41. — Variation de la couleur suivant l'angle d'incidence. En abscisses, les angles d'incidence en degrés; en ordonnées, couleurs observées représentées par la longueur d'onde réfléchie avec le maximum d'intensité (approximativement). En traits pleins : I. Plume de la tête de *Chrysolampis mosquitus;* II. Plume de la gorge du même oiseau ; III. Supra-caudale d'*Eriocnemis vestita*; les trois observés dans l'air. En pointillés : III'. La dernière plume observée dans l'eau. — Ces courbes ne sont évidemment qu'approximatives et indiquent des variations et non point des valeurs absolues.

Les courbes ont été tracées pour *Chrysolampis mosquitus* (plume du front, I ; plume de la gorge, II) et *Eriocnemis vestita* (supra-caudales, III).

Cet ensemble d'observations nous permet de conclure quant à la variation de la couleur réfléchie par le système optique auquel nous avons

Source : MNHN, Paris

affaire. Nous voyons que LA LONGUEUR D'ONDE DE LA LUMIÈRE RÉFLÉCHIE (MAXIMUM LUMINEUX) PAR LA PARTIE DIFFÉRENCIÉE D'UNE BARBULE DÉCROÎT QUAND L'ANGLE D'INCIDENCE AUGMENTE.

Cette variation est évidemment assez variable suivant les plumes auxquelles nous avons affaire. Nous avons choisi pour les courbes des plumes montrant des variations assez sensibles. Le tableau montre des exemples où les plumes ne varient pas beaucoup selon l'incidence de la lumière ou de la visée : par exemple *Helianthea helianthea*, gorge et supra-caudales.

2° *Variation de la coloration sous l'action de liquides divers.*

Nous avons fait agir différents liquides (eau, alcool, éther, xylol,...) sur les plumes brillantes et avons observé les modifications qu'apportent ces milieux à la coloration.

Les plumes étaient observées dans les mêmes conditions que dans les essais précédents, mais on les plaçait dans un petit cristallisoir empli du liquide dont on voulait étudier les effets. Nous avons adopté, pour pouvoir comparer les résultats, un angle d'incidence constant de 60°.

Les résultats en ce qui concerne l'eau sont réunis dans le tableau IV.

La plume ne prend pas instantanément la coloration indiquée dans la dernière colonne : entre le moment où elle est introduite et celui où elle

TABLEAU IV

Action de l'eau sur la couleur de différentes plumes lumineuses.

Espèce	Partie du corps	Air	Eau
Eriocnemis vestita	Supra-caudales	Vert-jaune	Rouge un peu jaunâtre
Chrysolampis mosquitus	Gorge	Jaune	Rouge franc
" "	Tête	Rouge	Rouge
Helianthea helianthea	Gorge	Violet	Bleu-vert
" "	Ventre	Rose	Vert-bleuâtre
" "	Supra-caudales	Vert-bleu	Jaunâtre
Heliangelus Clarissae	Gorge	Rose	Violet
" "	Dos	Verdâtre	Rougeâtre
Chalybura B. Buffoni	Ventre	Vert	Rouge doré
Chalybura B. caeruleigaster	Ventre	Bleu-violacé	Vert-jaune

Source : MNHN, Paris

acquiert cette coloration, s'écoule un temps de latence plus ou moins long, pouvant atteindre 20 à 30 secondes. Il y a des différences suivant le genre de plume et souvent aussi selon les échantillons.

Nous constatons ainsi que sous l'action de l'eau, la lumière réfléchie par les lamelles brillantes des plumes lumineuses se déplace en général vers les grandes longueurs d'onde. Ceci est en particulier net pour les supra-caudales d'*Eriocnemis vestita* et la gorge de *Chrysolampis mosquitus*.

Par contre, nous observons quelques changements en sens inverse, tel celui que montre la plume ventrale d'*Helianthea helianthea* : la plume, dans l'air, est d'un rose vif ; placée dans l'eau, elle prend rapidement une couleur bleu-vert, semblable à celle qui caractérise les supra-caudales ; cette analogie de teintes est assez remarquable. Nous verrons plus loin l'explication que l'on peut donner de ces faits en apparence contradictoires.

Lorsqu'on immerge ces mêmes plumes dans l'alcool, on observe en gros les mêmes déplacements de la couleur réfléchie par les plumes. Le temps de latence est cependant beaucoup plus long.

Nous avons également essayé l'expérience inverse. Si nous interprétons l'action de l'eau comme un gonflement des éléments constitutifs de la lamelle, le fait de déshydrater les barbules doit produire l'effet inverse. Nous les avons déshydratées par chauffage à une température élevée. Dans ce cas nous avons pu observer un déplacement de la couleur vers les plus courtes longueurs d'onde. Le phénomène est cependant beaucoup moins net que celui produit par l'hydratation. C'est ainsi que les plumes jaunes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* prennent une couleur verdâtre, alors que les supra-caudales d'*Eriocnemis vestita*, de vert doré qu'elles étaient, tournent au vert bleu après un temps assez long. On peut interpréter ce changement minime par une grande résistance des barbules à la déshydratation.

La variation de la couleur réfléchie par la plume peut être suivie au microscope. On dispose une plume de Trochilidé à sec entre lame et lamelle et on éclaire par en haut de façon à voir la plume en éclairage réfléchi. On dépose une goutte d'eau sur le bord de la lamelle ; par capillarité le liquide recouvre peu à peu toute la plume. Le virage peut être alors facilement suivi.

Corrélativement à l'action de ces différents liquides, nous avons essayé l'action d'une lessive de soude de faible concentration. On constate un virage très rapide de la plume vers les grandes longueurs d'onde, suivi d'une extinction totale. Nous verrons plus loin l'explication qu'on peut donner de ce fait.

Nous avons enfin étudié pour une plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* immergée dans l'eau les variations de la longueur d'onde d'intensité maximum, en fonction de l'incidence. Nous avons porté les résultats sur le même graphique que les courbes précédentes étudiées dans

Source : MNHN, Paris

l'air (fig. 41, III'). On constatera que comme dans le cas d'une plume à sec, il y a diminution de la longueur d'onde quand l'angle d'incidence augmente. La courbe ainsi obtenue montre un remarquable parallélisme avec celle que l'on obtient pour la même plume en opérant à sec ; toutes les valeurs semblent avoir subi une translation vers les plus grandes longueurs d'onde.

3° *Pressions exercées sur la plume.*

Nous avons essayé d'exercer une pression sur la plume, soit par la méthode préconisée par Mallock (1911), soit en appuyant sur la barbute à l'aide d'une aiguille (Süffert, 1924). Comme l'avait déjà observé Elsässen (1925), sur des plumes de *Lophophorus*, de *Pavo* et de *Clanyris*, on ne discerne aucun changement dans la couleur réfléchie par la barbule. Faisons tout de suite remarquer qu'en cela la plume s'oppose à l'écaille brillante de Papillon où une pression produit des changements importants dans la coloration apparente.

4° *Etude de la réflexion spectrale.*

Nous avons étudié le pouvoir réflecteur de quatre plumes brillantes de Trochilidés, à savoir :

1. — Plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis* ;
2. — — de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* ;
3. — — ventrale de *Chalybura B. Buffoni* ;
4. — Supra-caudale d'*Eriocnemis vestita* ;

a) *Conditions expérimentales.* Les conditions expérimentales étaient les suivantes : le faisceau sortait d'un monochromateur double, utilisant la lumière d'une lampe à filament de tungstène. Ce faisceau, dont on pouvait faire varier la longueur d'onde, éclairait la région brillante des plumes. Les rayons réfléchis étaient recueillis par un photomètre photoélectrique qui mesurait le rayonnement réfléchi dans un petit angle solide. Les directions d'incidence et d'observation étaient toujours du même côté de la normale ; les angles d'incidence i et d'observation o, pris dans un même plan normal à la plume, étaient choisis de façon à ce que le rayonnement mesuré corresponde à l'effet miroitant. La figure 42 rend compte du dispositif expérimental et de la manière dont était éclairée la plume, il suffit de faire varier la longueur d'onde et de noter la valeur du flux réfléchi pour chaque valeur qu'on lui donne.

Pour chaque plume, les courbes obtenues donnent le rapport du flux réfléchi à celui qui est renvoyé par un échantillon de carbonate de magnésie, ce corps étant comme on sait un diffuseur satisfaisant grosso-modo à la loi de Lambert, son facteur de réflexion absolu étant de l'ordre de 0,95 et

Source : MNHN, Paris

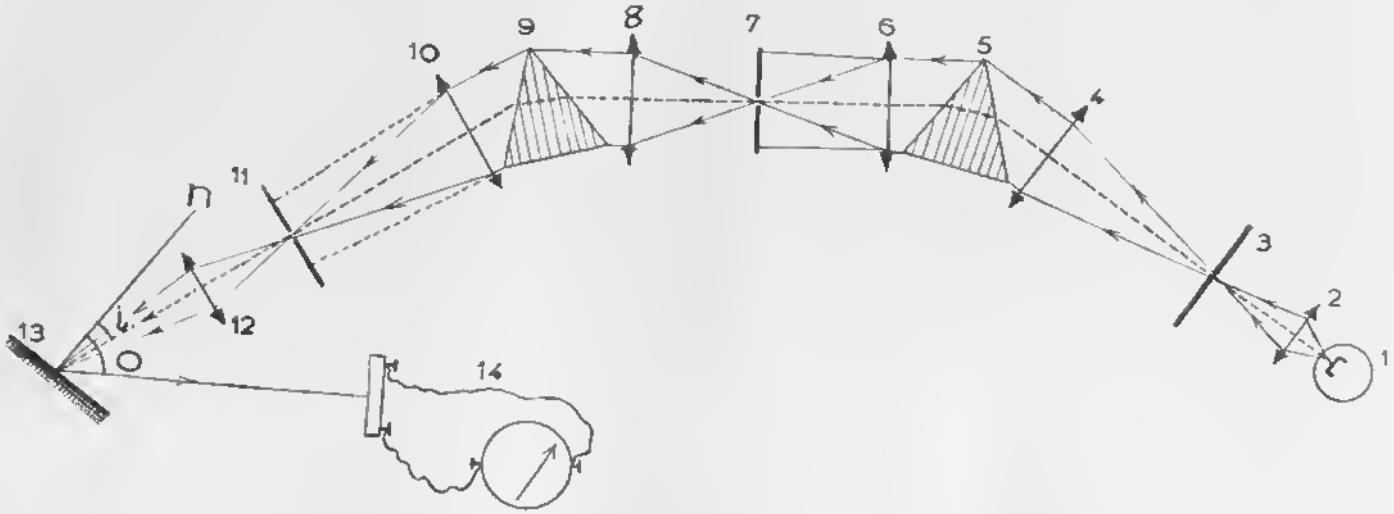

Fig. 42. — Montage expérimental pour l'étude de la réflexion spectrale (Monochromateur double). 1. Lampe à ruban de Tungstène; 2. Condensateur; 3. Fente d'entrée (fixe); 4. Premier collimateur; 5. Premier prisme; 6. Premier objectif; 7. Fente mobile; 8. Deuxième collimateur; 9. Deuxième prisme; 10. Deuxième objectif; 11. Fente de sortie (fixe); 12. Condensateur; 13. Echantillon; 14. Photomètre photoélectrique; n. Normale à l'échantillon; i. Angle d'incidence (angle moyen); o. Angle d'observation.

Source : MNHN, Paris

variant peu avec la longueur d'onde. Pour avoir les valeurs absolues du flux réfléchi par les plumes analysées, il suffit par conséquent de tenir compte de ce facteur.

Dans tous les cas, le flux était entièrement utilisé par l'échantillon et le témoin ; le récepteur mesurait le rayonnement réfléchi dans le même angle solide. Les angles i et o étaient les suivants :

ESPÈCE	Essai n°	Plume i	Plume o	Magnésie i	Magnésie o
Aglaeactis cupripennis (Dos)	1	30°	55°	0°	30°
Chrysolampis mosquitus (Gorge)	2	10°	45°	0°	30°
» » »	2'	0°	80°	0°	80°
Chalybura B. Buffoni (Ventre)	3	30°	0°	0°	30°
Eriocnemis vestita (Supra-caudale)	4	10°	45°	0°	30°

Comme on le remarque dans ce tableau, nous avons analysé la réflexion spectrale de la plume de *Chrysolampis mosquitus* sous deux incidences lumineuses différentes. Nous verrons les conclusions que l'on peut tirer de la comparaison des résultats obtenus dans l'un et l'autre cas.

Les courbes ci-jointes (fig. 43, 44, 45, 46, 47) représentent les résultats que nous avons obtenus par cette méthode. On remarquera que bien qu'assez variables, ces courbes ont la même apparence générale ; il y a un maximum pour une longueur d'onde donnée de chaque côté duquel les valeurs du rapport tombent rapidement. Cela est en particulier vrai pour les

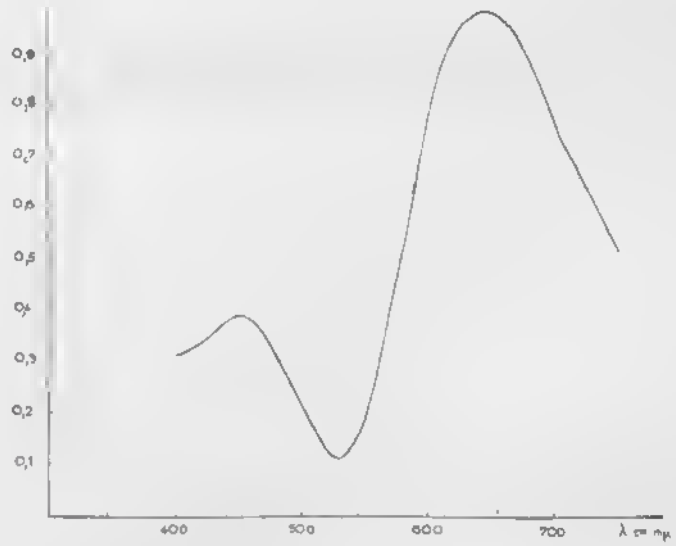

Fig. 43. — Variations du facteur de réflexion R en fonction de la longueur d'onde, dans les plumes dorsales d'*Aglaeactis cupripennis* (Courbe 1).

Source : MNHN, Paris

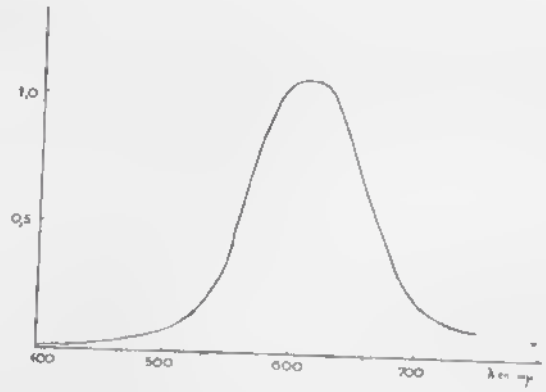

Fig. 44. — Variations du facteur de réflexion R en fonction de la longueur d'onde, dans les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*, i = 10°, a = 45° (Courbe 2).

Fig. 45. — Variations du facteur de réflexion R en fonction de la longueur d'onde, dans les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*, i = 0°, a = 80° (Courbe 2').

Source : MNHN, Paris

courbes 2' (gorge de *Chrysolampis mosquitus*) et 4 (supra-caudales d'*Eriocnemis vestita*) qui présentent un maximum très accusé ; l'allure générale reste la même pour la courbe 3 (ventre de *Chalybura B. Buffoni*) ; mais le maximum est beaucoup moins accusé, et la courbe s'étale plus de chaque côté de cette valeur maximum. La courbe 1 concernant la plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis* a une allure différente, présentant deux maxima ;

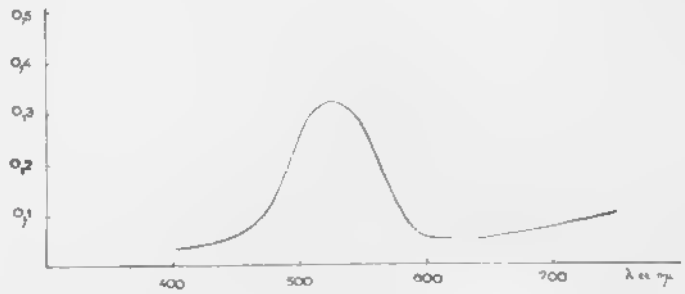

Fig. 46. — Variations du facteur de réflexion R en fonction de la longueur d'onde, dans les plumes ventrales de *Chalybura B. Buffoni* (Courbe 3).

nous verrons ultérieurement quelle interprétation donner au phénomène qu'elle traduit.

L'étude de ces courbes montre que nous avons affaire à des colorations interférentielles et non pas à des couleurs métalliques (dans l'acception des physiciens !). L'allure des courbes dans ce dernier cas est bien différente, comme nous avons déjà eu l'occasion de le dire auparavant, et se révèle particulièrement en opposition avec les plumes de *Chrysolampis mosquitus* (2') et d'*Eriocnemis vestita* (4) que nous avons analysées.

On pourrait s'étonner que pour certaines de ces courbes on obtienne des maxima de beaucoup supérieurs à l'unité ; ceci est entre autres vrai pour les courbes 2' (*Chrysolampis mosquitus*) et 4 (*Eriocnemis vestita*). Ce fait n'a en réalité rien de particulièrement singulier. La lumière subit une sorte de concentration dans une direction donnée et pour une portion spectrale déterminée ; pour cette direction et ces longueurs d'onde, les plumes en question réfléchissent beaucoup plus que le carbonate de magnésie, qui a une réflexion diffuse et répartie dans toutes les directions.

On remarquera que le maximum observé pour chaque plume correspond exactement à la « couleur » que présente la plume dans les conditions normales.

Lorsque nous comparons les courbes obtenues pour les plumes de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*, nous retrouvons les mêmes résultats que ceux que nous avons déjà mis grossièrement en évidence en étudiant les variations de la coloration avec l'incidence (chap. VI, 2, 1). Nous constaterons en effet qu'avec un angle d'incidence sensiblement égal, quand l'angle

Source : MNHN, Paris

d'observation croit, la longueur d'onde du maximum décroit (inutile d'ajouter qu'il est indifférent de faire varier l'angle d'incidence ou d'obervation ; par suite de la réversibilité des rayons lumineux, les conclusions qu'on peut tirer sont les mêmes) : pour un angle o de 45° (2), le maximum se trouve à 620 m μ environ, tandis que pour un angle de 80° (2'), ce maximum se trouve déplacé à 560 m μ. Cette expérience prouve d'une manière

Fig. 47. — Variations du facteur de réflexion R en fonction de la longueur d'onde dans les supra-caudales d'*Eriocnemis vestita* (Courbe 4).

rigoureuse ce que nous avons déjà démontré d'une manière beaucoup plus grossière. Ces faits sont parfaitement en accord avec la théorie des couleurs d'interférence.

b) *Détermination colorimétrique de la lumière réfléchie par les plumes.*

A partir des courbes obtenues comme nous venons de l'indiquer, nous chercherons les coordonnées trichromatiques des couleurs que présentent les plumes de Trochilidés analysées dans les conditions ci-dessus. Nous ne donnons ici que le strict minimum de détails, que l'on trouvera dans les ouvrages de colorimétrie. Ces méthodes de calculs sont en effet classiques dans cette branche de la physique.

Source : MNHN, Paris

Nous utiliserons la méthode dite des *30 ordonnées sélectionnées*. Pour chacune des coordonnées X, X, Z, les tables donnent 30 longueurs d'onde dont on se sert pour les calculs (voir HARDY, *Handbook of Colorimetry*). En prenant la source lumineuse C comme lumière blanche, on a les 30 ordonnées suivantes pour chacun des coefficients trichromatiques, X, Y et Z :

TABLEAU V

N°	(X)	(Y)	(Z)	N°	(X)	(Y)	(Z)
I	424 mμ	466 mμ	4I4 mμ	I6	585 mμ	558 mμ	454mμ
2	436	489	422	I7	589	562	456
3	444	500	426	I8	592	565	458
4	452	509	429	I9	596	569	460
5	46I	5I5	432	20	600	573	462
6	474	52I	434	2I	603	576	464
7	53I	525	437	22	607	580	466
8	544	530	439	23	6II	585	469
9	552	534	44I	24	6I5	590	47I
I0	559	538	443	25	6I9	595	474
II	564	54I	444	26	624	60I	478
I2	569	545	446	27	630	608	482
I3	573	548	448	28	636	6I6	487
I4	577	552	450	29	646	627	495
I5	58I	555	452	30	662	647	5I2

En se servant des courbes obtenues expérimentalement pour chacun des essais précédents, donnant les facteurs de réflexion R, tels qu'ils ont été définis, en fonction de la longueur d'onde, on évalue la valeur de R correspondant aux longueurs d'onde indiquées dans le tableau précédent, et cela pour X, Y et Z. On fait la somme des 30 valeurs obtenues et multiplie cette somme par les facteurs

0,03268 pour X
0,03333 pour Y
0,03937 pour Z

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

	(1) Aglaeactis cupripennis Dos			(2) Chrysolampis mosquitus Gorge (i = 10° ; e = 45°)		
N°	X	Y	Z	X	Y	Z
1	0,345	0,360	0,330	0,015	0,045	0,010
2	370	260	345	020	060	015
3	385	210	350	025	075	020
4	390	170	355	030	095	020
5	380	140	360	040	115	020
6	0,340	0,115	0,365	0,050	0,135	0,025
7	110	110	370	185	155	025
8	150	110	375	270	180	030
9	200	115	390	370	205	030
10	270	125	385	520	230	030
11	0,325	0,140	0,385	0,610	0,250	0,035
12	390	160	390	700	285	035
13	425	175	390	770	320	035
14	480	200	390	830	380	035
15	520	225	390	880	440	035
16	0,580	0,260	0,385	0,930	0,500	0,040
17	630	305	385	975	570	040
18	660	350	380	1,000	625	040
19	720	390	380	1,025	700	040
20	770	430	375	1,050	770	040
21	0,810	0,470	0,370	1,060	0,820	0,045
22	840	510	360	1,070	870	045
23	870	570	350	1,075	930	045
24	900	640	345	1,075	985	045
25	920	710	335	1,070	1,025	045
26	0,940	0,790	0,315	1,065	1,055	0,050
27	960	850	295	1,070	070	050
28	975	905	275	0,990	075	055
29	985	950	235	860	055	065
30	960	985	150	630	0,850	105
SOMME	17,600	11,730	10,495	20,230	15,870	1,120
$\frac{}{XYZ}$	0,3752	0,3910	0,4132	0,6611	0,5289	0,0441
	x = 0,417 y = 0,283			x = 0,530 y = 0,429		

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

(2') Chrysolampis mosquitus — Gorge (i = 0° ; o = 80°)			(3) Chalybura H. Buffoni — Ventre			(4) Eriocnemis vestita — Supra-caudales		
X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
0,62	0,80	0,60	0,045	0,085	0,040	0,04	0,22	0,03
65	1,04	61	050	185	045	06	60	04
68	1,30	62	055	260	045	08	91	05
71	1,90	63	060	300	045	11	1,25	05
77	2,45	64	075	315	045	17	1,50	06
0,86	2,80	0,64	0,105	0,320	0,050	0,32	1,75	0,06
2,45	3,10	65	320	325	050	2,10	1,87	06
4,16	3,35	66	295	320	050	2,45	2,04	07
4,50	3,64	67	265	315	050	2,52	2,20	07
4,60	3,90	68	220	310	050	2,50	2,30	08
4,60	4,03	0,68	0,190	0,305	0,055	2,42	2,38	0,08
4,50	4,21	69	160	295	055	2,30	2,46	08
4,32	4,36	70	135	280	060	2,18	2,50	09
4,13	4,50	70	120	265	060	2,08	2,52	10
4,00	4,56	71	100	250	065	1,97	2,53	11
3,76	4,60	0,72	0,085	0,230	0,065	1,80	2,51	0,11
3,54	4,60	73	070	200	070	1,60	2,49	12
3,42	4,58	74	065	185	070	1,45	2,40	14
3,24	4,49	75	060	160	170	1,28	2,30	16
3,10	4,32	76	055	140	075	1,14	2,20	18
2,92	4,20	0,78	0,055	0,125	0,075	1,05	2,10	0,19
2,55	4,00	80	055	100	080	0,86	2,00	21
2,46	3,75	82	050	085	085	0,72	1,80	25
2,26	3,50	84	050	070	090	0,60	1,50	27
2,05	3,25	86	050	060	100	0,48	1,30	30
1,80	3,00	0,90	0,050	0,055	0,115	0,37	1,12	0,38
1,50	2,64	0,93	050	055	140	28	0,80	45
1,24	2,20	1,00	050	050	175	22	57	56
0,94	1,65	1,16	055	050	220	17	33	75
0,62	0,92	2,20	060	055	300	14	16	1,35
76,95	97,64	23,88	3,055	5,750	2,495	33,46	50,61	6,45
2,515	3,254	0,940	0,0998	0,1916	0,0982	1,093	1,687	0,254
x = 0,375 y = 0,485			x = 0,256 y = 0,492			x = 0,360 y = 0,556		

Source : MNHN, Paris

On obtient ainsi les coefficients trichromatiques x et y tels que

$$x = \frac{X}{X + Y + Z} \quad \text{et} \quad y = \frac{Y}{X + Y + Z}$$

qui sont caractéristiques de la lumière réfléchie par la plume en question. Le tableau VI détaille les valeurs obtenues pour chacune des ordonnées du tableau précédent, les résultats pour X, Y, et Z, ainsi que les coordonnées trichromatiques pour chaque échantillon.

La valeur Y est intéressante à considérer ; elle représente en effet directement le facteur de réflexion total comparativement au carbonate de magnésie considéré comme réflecteur parfait. On ne s'étonnera pas de trouver pour la plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (2') et les supracaudales d'*Eriocnemis vestita* (4) des valeurs bien supérieures à l'unité. Nous avons dit plus haut que si la magnésie est un réflecteur renvoyant toutes les radiations en tous sens, la plume de Trochilidé concentre pour ainsi dire toute l'énergie dans une portion spectrale et une direction déterminées.

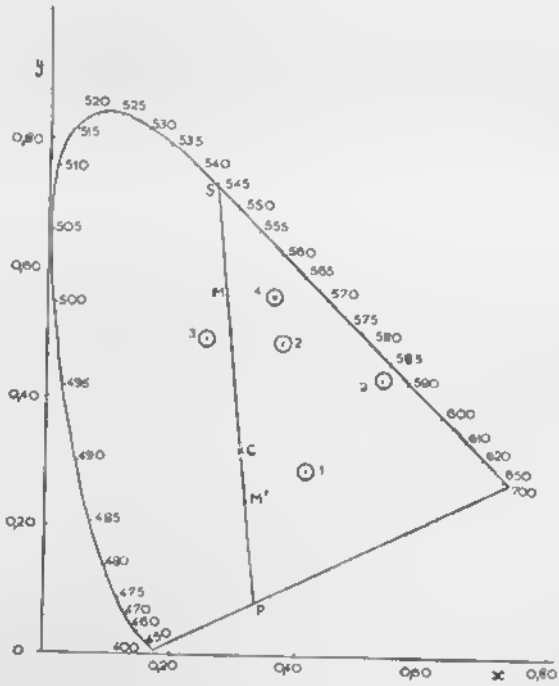

Fig. 48. — Représentation graphique des chromaticités (les numéros placés au voisinage des points figuratifs correspondent aux numéros des essais). Voir explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

Connaissant les coordonnées trichromatiques, il nous suffit de les porter sur le schéma classique (fig. 48). Le point C représente la lumière blanche choisie comme étalon.

On sait qu'un point M, représentant une couleur déterminée, peut être également caractérisé par la *longueur d'onde dominante* (λ_d) : c'est la longueur d'onde qu'il faut ajouter au blanc C pour reconstituer la couleur de M. On peut l'obtenir géométriquement par l'intersection S de la droite CM avec la courbe du *lieu spectral* des radiations monochromatiques. Dans le cas d'un pourpre (par exemple la couleur représentée par M'), on indique la couleur complémentaire.

En outre, une caractéristique des plus intéressantes est la pureté d'excitation (p_e) qui se définit par le rapport $\frac{CM}{CS}$ (pour M', $p_e = \frac{CM'}{CP}$). Une coloration sera d'autant plus pure qu'elle se rapprochera du lieu spectral ; elle le sera d'autant moins qu'elle sera plus proche du point C figurant la lumière blanche. Le tableau VII contient ces données pour chacun des essais.

TABLEAU VII

Plume	N°	λ_d	p_e	Couleur
Aglaeactis cupripennis (Dos)	1	495 mμ	0,34	Pourpre-rouge
Chrysolampis mosquitus (Gorge)	2	587	0,90	Orangé
» » »	2'	566	0,63	Jaune
Chalybura B. Buffoni (Ventre)	3	531	0,36	Vert
Eriocnemis vestita (Supra-caudales)	4'	560	0,78	Vert-jaune

Nous ne commenterons pas plus les résultats qu'indique le tableau. Faisons simplement remarquer la pureté de la couleur de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* (2) et des supra-caudales d'*Eriocnemis vestita*, le premier en particulier se rapprochant presque d'une couleur spectrale.

c) *Calcul de l'espacement des plans réfléchissants.* A l'aide des données que nous venons d'établir, nous sommes en mesure de calculer l'espacement des plans réfléchissants. En nous reportant à la figure 49 a, représentant la réflexion sur une lame mince, nous voyons d'après le calcul classique que la différence de marche des deux rayons est de

$$\delta = 2\, n\, e \cos r$$

avec $\sin \alpha = n \sin r$, où n est l'indice du milieu, e l'épaisseur de la lame, α l'angle d'incidence avec la normale aux *plans réfléchissants* (et non pas avec l'échantillon !) et r l'angle de réflexion interne. Nous avons ici, comme l'indique la figure 49 h :

$$\alpha = \frac{90 - i}{2}$$

Source : MNHN, Paris

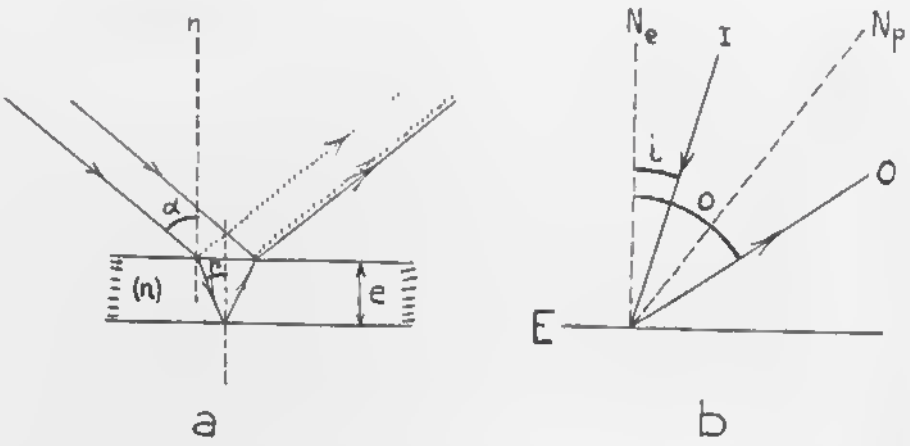

Fig. 49. — Calcul de l'épaisseur des lamellules réflectrices. — a. Marche des rayons lumineux. (n). Indice de la lamellule; α. Angle d'incidence; r. Angle de réflexion interne; e. Epaisseur de la lamellule.

b. Angles d'incidence et de réflexion réels. E. Echantillon; Ne. Normale à l'échantillon; Np. Normale aux plans réflecteurs; I. Rayon incident; O. Rayon réfléchi (direction d'observation); i. Angle d'incidence; o. Angle d'observation.

Admettons que l'indice du milieu soit 1. Le maximum correspond à $\delta = \lambda_m$ (ou à un multiple de λ), c'est-à-dire à un nombre exact de longueurs d'onde. Nous avons donc :

$$e = \frac{\lambda_m}{2 \cos \alpha}$$

Dans ces conditions nous trouvons :

N°	λ_m	i	o	$\alpha = \frac{o+i}{2}$	$\frac{1}{\cos\alpha}$	$e = \frac{\lambda_m}{2\cos\alpha}$
1	645 m μ	30°	55°	12°,5	1,02	330 m μ = 0,33 μ
2	615	10	45	17,5	1,05	320 0,32
2'	562	0	80	40	1,31	370 0,37
3	515	30	0	15	1,04	270 0,27
4	555	10	45	17,5	1,05	290 0,29

Or, les résultats qu'indique ce tableau s'avèrent faux. Dans les cas 2 et 2', nous avons affaire au même échantillon ; nous devrions par conséquent trouver la même valeur pour l'écartement des lamellules réflectrices. L'hypothèse n = 1 est par conséquent fausse. Pour calculer n, il suffit de poser e identique dans les deux cas, 2 et 2'. Nous avons alors une équation où toutes les données sont connues sauf n. On trouve dans ces conditions une valeur de n sensiblement égale à 1,5.

Nous faisons remarquer au sujet de cet indice que nous trouvons une

Source : MNHN, Paris

valeur inférieure à celle qu'avait trouvée Elsässer (1925) par une méthode polarimétrique pour les plumes de *Lamprocolius*, l'auteur allemand admettait en effet un indice de 1,75, du moins pour la couche la plus superficielle. Les couches les plus profondes avaient, d'après lui, un indice plus faible.

En prenant pour n une valeur de 1,5, nous trouvons les épaisseurs suivantes pour les différents échantillons :

N°	α	$\sin \alpha$	$\sin \beta$	$\frac{1}{\cos \beta}$	$e = \frac{\lambda_m}{2 n \cos \beta}$
1	12°,5	0,216	0,144	1,011	217 mμ = 0,22 μ
2	17,5	0,301	0,201	1,021	209 = 0,21
2'	40	0,643	0,429	1,107	208 = 0,21
3	15	0,259	0,173	1,015	174 = 0,17
4	17,5	0,301	0,201	1,021	189 = 0,19

Nous constatons que pour les essais 2, 3 et 4 du moins, la longueur d'onde du maximum lumineux est sensiblement proportionnelle à l'épaisseur des lamellules réflectrices. Nous n'en dirons pas plus long, car pour pouvoir établir cela d'une manière rigoureuse, il faudrait opérer dans des conditions d'incidence exactement semblables, ce qui n'est pas le cas notamment pour la plume d'*Aglaeactis*, dont la morphologie est totalement différente et dont les lamelles brillantes ne se présentent pas de la même manière que chez les autres plumes. Pour les essais 2,3 et 4, où nous opérions sur des plumes sensiblement de même forme, on constatera que la proportionnalité est établie.

Nous ne pouvons manquer de remarquer la correspondance entre les chiffres que nous venons de calculer en partant des courbes et ceux que nous avions grossièrement établis par mesure directe. Nous avions en effet admis des épaisseurs de l'ordre de 0,25 μ, ce que nous avons retrouvé ici. Comme nous l'avons dit précédemment, il est évidemment impossible de mesurer directement des différences aussi minimes entre les différents échantillons.

Les valeurs trouvées pour l'épaisseur des lamelles sont de l'ordre de grandeur de celles qu'Elsässer a données pour les plumes de *Lamprocolius* (Sturnidés), quoique plus faibles.

Nous avons pu vérifier la relation qui existe entre la coloration apparente des plumes et l'épaisseur des lamellules cornées par un exemple morphologique précis, apportant ainsi une preuve supplémentaire à l'explication que nous avons donnée aux couleurs des Trochilidés.

Les plumes de la gorge de *Selasphorus rufus* donnent lieu à des variations assez importantes : cet oiseau a une gorge entièrement d'un beau rouge lumineux au printemps ; mais dès l'automne, au moment de la migration de retour, cette couleur se montre remplacée partiellement par

Source : MNHN, Paris

du jaunâtre moins vif : cette dernière couleur est en particulier retrouvée chez tous les oiseaux en provenance du Mexique, capturés en août et septembre.

On peut d'ailleurs se demander si ce n'est pas sous l'action de la lumière que se produit ce changement si manifeste ; seule en effet la portion de la plume se trouvant exposée à la lumière subit une modification, alors que la portion restant cachée sous la plume voisine conserve la même couleur.

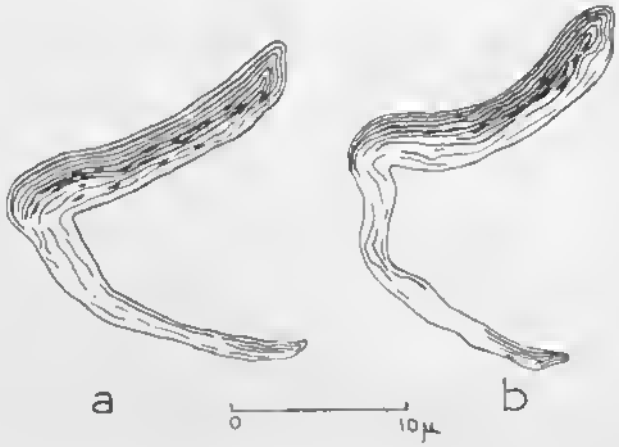

Fig. 50. — Coupes transversales de barbules brillantes de plumes de la gorge de *Selasphorus rufus*. — **a**. Coupe d'une barbule d'une plume rouge, au printemps, présentant des lamellules régulièrement stratifiées; l'écartement des feuillets est relativement important; **b**. Coupe d'une barbule jaune, à l'automne, présentant des lamellules irrégulièrement stratifiées et moins espacées.

On ne peut manquer d'être frappé de la différence qui existe dans la structure fine des barbules de la partie rouge et celle de la partie jaunâtre des plumes (fig. 50). Lorsque nous considérons la lamelle supérieure en coupe transversale, nous constatons que pour la plume rouge ou la partie rouge de la plume en automne, nous avons une série de lamellules régulièrement stratifiées et relativement écartées ; c'est tout le contraire qui se produit dans le cas d'une plume jaunâtre ; l'ensemble de la barbule paraît raccorni ; ce qui est plus intéressant pour nous est que l'épaisseur des lamellules a diminué, en même temps que disparaît d'ailleurs leur régularité.

Cette modification morphologique est tout à fait en rapport avec la théorie physique : une diminution de l'épaisseur des lamellules entraîne une diminution de la longueur d'onde du maximum lumineux. La moins grande régularité des stratifications explique la perte de luminosité des plumes.

Source : MNHN, Paris

3. Conclusions.

Nous possédons maintenant un nombre suffisant de données concernant le système optique décomposant la lumière dans les plumes de Trochilidés. Comme nous venons de le voir, l'étude de la réflexion spectrale permet d'affirmer la nature de cette coloration. Nous avons affaire à un système lamellaire, à une structure « périodique » comme l'appellent nombre d'auteurs étrangers. On sait comment un tel système est capable de décomposer la lumière.

Nous avons étudié les principales caractéristiques de la structure des barbules. L'étude morphologique de la plume et de sa microstructure nous a montré que nous sommes en présence, dans les parties « différenciées », brillantes, et plus spécialement dans la lamelle supérieure, d'une série de lamellules régulièrement stratifiées. Entre elles s'étalent des strates de plus en plus riches en pigment quand on envisage des couches de plus en plus profondes.

L'étude physique, et plus spécialement l'étude de la réflexion spectrale, nous a menés à des conclusions s'accordant parfaitement avec les données morphologiques. L'étude des courbes de réflexion montre qu'il s'agit de couleurs d'interférence. C'est en particulier le cas de la plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus* et des supra-caudales d'*Eriocnemis vestita*. Ces deux plumes présentent un maximum très accusé. Nous sommes en présence de couleurs presque spectrales. D'autres, — c'est par exemple le cas pour les plumes ventrales de *Chalybura B. Buffoni*, — sont beaucoup plus étalées ; leur maximum est moins accusé.

Cette différence correspond parfaitement à ce que l'on peut constater par la simple observation des plumes : les premières sont très brillantes et ont des couleurs très pures, quoique changeantes ; les secondes sont beaucoup moins brillantes et moins pures. On peut se demander si cette différence ne proviendrait pas d'un plus grand nombre de lamellules réflectrices dans le premier cas.

On connaît la multiplicité des aspects que peuvent présenter les plumes lumineuses d'Oiseaux-mouches, quant à la luminosité d'une part, à l'irisation d'autre part. L'extrême variété des systèmes réflecteurs stratifiés permet d'expliquer aisément cette différence. Il suffit que l'épaisseur des lames, leur nombre, leur indice ou celui du milieu intermédiaire varient pour que l'effet en résultant soit très différent (1).

(1) Les changements progressifs de couleur s'expliquent aisément par une augmentation, progressive elle aussi, de l'épaisseur des lamellules réflectrices ; de tels dégradés s'observent en particulier dans le plumage des parties inférieures de *Panterpe insignis*, qui passe sur la gorge et la poitrine successivement du rouge feu au bleu brillant, parfois même violacé, par toute une série de plumes variant du doré au vert, puis au vert bleuâtre.

De telles variations minimes sont également susceptibles d'expliquer la gamme

Source : MNHN, Paris

La nature des couleurs présentées par les plumes lumineuses de Colibris est encore prouvée par l'étude des variations de coloration avec l'incidence. Nous avons vu que dans le cas de couleurs dites « métalliques » (au sens physicien du terme !), il n'y a pas de relation immédiate entre l'incidence et la longueur d'onde réfléchie avec le maximum d'intensité. Au contraire, lorsqu'il s'agit de couleurs d'interférence, le maximum se déplace vers les courtes longueurs d'onde selon une loi simple de proportionnalité. C'est bien ce que nous avons obtenu dans le cas présent, d'une manière un peu grossière d'abord, avec beaucoup plus de précisions ensuite (plume de la gorge de *Chrysolampis mosquitus*).

La partie brillante des barbules de plumes de Trochilidés est, rappelons-le, essentiellement constituée par une série de lamellules cornées, séparées par un milieu intermédiaire dont nous avons à dire un mot. Nous pouvons affirmer que c'est un milieu solide. Les pressions exercées des manières les plus diverses ne produisent aucun effet sur la coloration. Il en est de même des expériences d'imbibition. Nous avons constaté en étudiant l'action des liquides, et en particulier celle de l'eau, qu'il se produit de très notables changements sous leur influence. Nous expliquons ces modifications par un gonflement des lamellules cornées, du moins les plus superficielles. La latence plus ou moins longue représente le temps que met l'eau à produire un épaississement suffisant des lamellules. Une augmentation de l'épaisseur des lames réflectrices produit, on le sait, un déplacement de la coloration vers les grandes longueurs d'onde. C'est ce que nous avons constaté dans la plupart des cas. Nous avons cependant observé des exemples qui semblaient en apparence contradictoires : telle par exemple la plume ventrale d'*Heliantheu helianthea* qui, de rose vif, prend rapidement une couleur bleu vert, semblable à celle des supra-caudales. On comprend aisément ce phénomène en se rappelant que si l'épaisseur augmente, la longueur d'onde augmente elle aussi, mais seulement jusqu'à un certain point. L'épaisseur continuant à augmenter, le maximum passe brusquement dans les régions de courtes longueurs d'onde du spectre, la couleur appartenant à une série spectrale différente. Le schéma de SÜFFERT rend parfaitement compte de ce phénomène.

de teintes que présente la gorge de *Chrysolampis mosquitus* mâle : on sait que le Rubis-Topaze, dont on peut comparer des séries de centaines d'individus collectés en vue du commerce de la plume, montre une variation de coloration particulièrement nette pour les plumes de la gorge ; celle-ci est tantôt jaune doré « couleur de laiton » (SIMON), tantôt rouge orangé avec, bien entendu, tous les intermédiaires (notons qu'une variation parallèle affecte les plumes céphaliques qui sont plus foncées (rouge pourpre foncé) pour les oiseaux à gorge orangée. Ces variations n'ont d'ailleurs aucune valeur systématique, bien que HEINE ait décrit un *Chr. Reichenbachi*, à gorge plus foncée. Ces différences peuvent aisément s'expliquer par une augmentation de l'épaisseur des lamellules cornées, nous avons d'ailleurs vu plus haut comment l'imbibition par l'eau pouvait très largement modifier la couleur de la plume.

Source : MNHN, Paris

Retenons de tout cela que l'eau n'éteint pas la coloration. Il n'y a par conséquent pas interposition d'air, comme l'inefficacité des pressions l'avait déjà montré. Rappelons que les Trochilidés ne sont pas les seuls à avoir des lamelles ainsi constituées. Il n'y a pas d'air non plus entre les lamellules des plumes de *Lamprocolius*, comme l'a montré Elsässer. Ces faits sont en opposition avec ce que l'on a trouvé chez les Lépidoptères : Süffert (1924) a en effet montré qu'une pression modifie la couleur des écailles de Papillons. De plus, il a prouvé que la coloration changeait de toute autre manière sous l'action de liquides. Des substances d'indice voisin de celui de la chitine, tels le baume de Canada, l'huile de cédre, font entièrement disparaître toute coloration. On peut en observer la disparition progressive sur une écaille au fur et à mesure que s'étend le baume. Le système interférentiel des Papillons comporte par conséquent une série de lames de chitine avec interposition d'air, au contraire des oiseaux, et des Trochilidés en particulier, où nous avons une substance solide interposée.

Nous ne pouvons évidemment que faire de suppositions quant à la nature des substances qui forment cette séparation entre les lames. On peut se demander s'il n'y aurait pas des graisses, du moins pour une partie. Cela permettrait d'expliquer en particulier comment la plume peut changer au cours de l'évolution du plumage, indépendamment de toute mue. Il suffirait d'un apport très minime de graisses, — cette possibilité étant admise par les partisans d'une évolution pendant l'intermue (voir p. 228), pour que l'épaisseur et sans doute aussi d'autres caractéristiques de la substance intersticielle soient modifiées.

En étudiant la morphologie et la microstructure de la barbule de Trochilidé, nous avons remarqué l'abondance de pigment mélanique qui se trouve dans cet organe. La mélanine est interposée entre les lamellules cornées, en très petites quantités dans les couches les plus externes, mais augmentant en densité dans les couches les plus internes. On peut se demander quel est son rôle.

La partie se trouvant comprise entre les strates les plus profondes n'a probablement qu'un rôle d'écran : elle absorbe la partie des rayons qui n'a pas encore été réfléchie et qui ne pourrait que nuire à la qualité de la coloration. Il est probable que la mélanine des couches les plus externes a un rôle analogue, en éliminant les rayons parasites (réflexions secondaires). Mais sa faible densité, indispensable aux phénomènes d'interférence, réduit sans doute largement son importance.

Nous avons vu que les couleurs présentées par les Trochilidés étaient avant tout dues à des interférences. Il n'y a pas à proprement parler de couleurs métalliques (au sens physicien du terme). Dans quelques cas on peut cependant supposer que le pigment a un rôle supplémentaire, en plus du rôle d'écran que nous venons de lui reconnaître. Il est possible qu'il ait un rôle dans la coloration proprement dite, en absorbant sélecti

Source : MNHN, Paris

vement certaines radiations de la lumière blanche. C'est en particulier le cas pour la plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis*. Sa courbe de réflexion est en effet assez spéciale ; elle présente deux maxima, s'opposant ainsi à toutes les autres. Le maximum principal est manifestement obtenu par la réflexion sur une structure laminée ; mais on peut supposer qu'un pigment contenu dans la barbule produit une forte absorption dans la région spectrale comprise entre 470 m μ et 560 m μ, ce qui provoque le fléchissement de cette partie de la courbe avec un minimum très bas. Dans ce cas, nous aurions un effet d'ensemble, produit à la fois par une absorption pigmentaire et par une réflexion sur milieu stratifié.

Ces constatations d'ordre physique s'accordent très bien avec ce que nous avons dit précédemment au point de vue morphologique. Au premier abord, la coloration de cette partie du plumage de l'oiseau paraît assez différente de celle des autres espèces. De plus, nous avions fait remarquer l'abondance du pigment par rapport à ce que l'on rencontre dans les autres espèces étudiées ; le simple examen d'une plume montée entre lame et lamelle permet de voir la disposition des grains de mélanine, disposés en mosaïque, assez étroitement juxtaposés. La plume de cet oiseau, déjà très différente des autres au point de vue morphologique, affirme encore ses particularités dans les caractères de sa coloration.

L'exemple dont nous venons de parler nous montre le rôle que prend dans certains cas le pigment. Mais il faudrait bien se garder de généraliser et de conclure à son action constante ; il est de nombreux cas où seule la coloration interférentielle joue : tels, parmi les exemples étudiés, celui de *Chrysolampis mosquitus* et d'*Eriocnemis vestita*, où nous avons affaire à de pures couleurs d'interférence. Ce qui ne veut évidemment pas dire que le rôle du pigment soit nul, ne serait-ce que pour former écran aux rayons parasites (1).

A l'appui de ce rôle du pigment dans la coloration apparente des Colibris, on pourrait rappeler que les spécimens naturalisés ayant subi une longue exposition à la lumière se décolorent plus ou moins, et même que la coloration optique des plumes s'altère. Ces phénomènes auxquels donne naissance l'action de la lumière sont trop complexes et encore virtuellement inconnus pour que l'on puisse y rattacher un fait précis dans ces altérations.

On peut supposer d'autre part que le rôle de la lumière ne se borne pas à une action sur le pigment ; elle doit probablement agir sur d'autres substances formant les couches intersticielles, et ce faisant, en modifier l'indice. Dans ces conditions, la réflexion est complètement changée au point de vue spectral ; le maximum pourra très bien se trouver

(1) Il est probable que le pigment mélanique joue un rôle assez important au point de vue chromatique dans certaines plumes peu brillantes, telles que celles qui ornent la gorge d'*Eulampis jugularis* ; l'aspect bien moins lumineux indique qu'il doit y avoir une forte absorption.

Source : MNHN, Paris

dans la partie invisible du spectre. L'hypothèse de ce déplacement est étayée par le fait qu'avant de disparaître, les couleurs changent dans une mesure variable, mais toujours appréciable ; c'est en particulier le cas des verts qui bleuissent toujours en cours de décoloration.

L'apparence au microscope montre qu'il n'y aurait ainsi pas de relation directe entre la disparition du pigment et la perte de la couleur ; la première ne serait que le signe visible de changements plus profonds, produisant la transformation optique de la plume. Cette explication est la seule possible pour des plumes présentant des couleurs de nature essentiellement interférencielle. Le rôle d'écran qu'a le pigment est manifeste dans les plumes où il existe en grande abondance. Nous verrons plus loin quelle est l'action du climat sur le plumage des Colibris (voir p. 232). En anticipant un peu, on peut dire que les espèces des régions humides ont un plumage beaucoup plus foncé, présentant des couleurs profondes s'opposant ainsi aux espèces des régions arides : celles-ci ont au contraire une coloration générale beaucoup plus claire ; leurs couleurs sont souvent plus vives, moins profondes.

Cette différence d'aspect peut être mise sur le compte d'une richesse en mélanine plus ou moins grande : les premiers de ces oiseaux sont riches en pigment mélanique, formant écran ; la coloration est moins irisée, quoique intense ; l'abondance du pigment noir empêche en quelque sorte les phénomènes d'interférence de se produire dans toute leur pureté. Au contraire, dans le cas de plumes ne contenant que peu de mélanine, ces phénomènes pourront se produire plus librement, donnant naissance à l'irisation.

RESUME. — Si nous nous résumons brièvement quant aux phénomènes physiques donnant naissance à la coloration apparente si particulière des plumes brillantes des Trochilidés, nous pouvons dire que c'est à des interférences optiques qu'elle est due. La réflexion sur milieu stratifié a lieu sur des portions bien déterminées de la barbule, et principalement sur la lamelle supérieure des barbules qui en possèdent. Cette coloration provenant d'interférences est assez souvent doublée par quelque absorption pigmentaire, le pigment toujours présent quoique parfois en faibles quantités, jouant un rôle d'écran vis-à-vis des rayons parasites. Il n'y a en tous cas pas de coloration provenant de réflexion dite « métallique » au sens physicien du terme.

4. La théorie de Rensch s'applique-t-elle aux Trochilidés ?

Rensch, frappé par la relation qui paraît exister chez les oiseaux entre les couleurs métalliques en général et l'accumulation de mélanine, émit l'hypothèse suivante, dont on trouvera l'exposé dans son travail de 1925.

Source : MNHN, Paris

Ce serait l'accumulation considérable de pigment, dès le stade de bourgeon plumaire qui provoquerait la métallisation de la plume. A l'intérieur de ce bourgeon, au moment où la kératinisation n'est encore qu'incomplète, pénètre en grandes quantités le pigment mélanique ; cette accumulation a comme premier effet de provoquer l'aplatissement des barbules qui se tassent les unes contre les autres au lieu de conserver l'aspect plus ou moins filiforme des barbules moins pigmentées ; le deuxième sera de provoquer une tension interne très grande à l'intérieur de chaque barbule, de sorte que non seulement la mélanine sera empêchée d'envahir les couches de kératine les plus externes, mais celles-ci auront tendance à se cliver pour produire des séries de lamellules caractéristiques des barbules de couleurs interférencielles. Rensch a essayé de démontrer sur une série d'exemples le bien fondé de sa théorie, en particulier sur les oiseaux des genres *Corvus*, *Pica*,..... Dans tous les cas envisagés, l'auteur a démontré qu'accumulation de mélanine, élargissement et aplatissement de la lamelle de la barbule, et coloration plus ou moins métallique sont corrélatifs. Beebe avait déjà pressenti la chose sans d'ailleurs lui donner de précisions ou un sens général, à la suite des expériences concernant l'influence de l'humidité sur la coloration de l'oiseau : il avait remarqué qu'un enrichissement de la plume en mélanine (1) donnait à celle-ci une iridescence plus ou moins poussée.

Ces notions ne contribuent sans doute à expliquer que très partiellement les couleurs d'aspect physique. Nous ne croyons pas cependant qu'elles s'appliquent aux colorations si brillantes et si variées des oiseaux à l'aspect vraiment métallique, — et non pas simplement métallisés —, en particulier aux Trochilidés. La faiblesse des arguments de Rensch est sensible dans les exemples que l'auteur a choisis, des oiseaux presque toujours « noirs » ; il est évidemment intéressant d'examiner des oiseaux présentant des débuts de métallisation ; mais malheureusement, malgré l'essai de généralisation d'Elsässer (1925), il y a pénurie de données quant aux oiseaux brillamment colorés. Nous ne croyons pas que l'hypothèse de Rensch puisse s'appliquer aux Trochilidés. Le pigment noir a certes souvent un rôle à jouer dans la formation de la couleur apparente, les spécimens décolorés par une longue exposition à la lumière en sont la preuve. Nous avons vu par ailleurs le rôle que peut jouer le pigment comme écran et comme absorbant des rayons parasites. Ce pigment existe dans toutes les barbules lumineuses, en assez grandes quantités, mais à des teneurs très variables et en aucun cas corrélatives d'une augmentation de l'intensité de la coloration, au contraire.

Prenons en effet l'exemple des formes désertiques de Trochilidés, en

(1) On sait que la teneur en mélanine d'une plume est dans une certaine mesure, et selon des relations encore mal connues, fonction de l'humidité du milieu ambiant (Loi de Gloger).

Source : MNHN, Paris

particulier celles nombreuses du groupe *Archilochus*. Les teintes générales de ces oiseaux en apparence peu pigmentés sont nettement plus claires, moins intenses chez les formes désertiques que chez celles des régions humides ; le pigment qu'on y trouve est parfois à rapporter aux *phaeomélanines* responsables des couleurs rousses si fréquentes dans la coloration générale des formes de ce biotope. Or ces oiseaux ont un éclat encore plus marqué que celui de beaucoup d'autres espèces. Nous aurons l'occasion de revenir sur les particularités des oiseaux désertiques quand nous parlerons de l'action du milieu sur la coloration (voir p. 232).

Les formes des régions humides, par exemple celles des forêts amazoniennes, se montrent plus richement pigmentées ; leurs couleurs sont plus profondes, souvent comme obscurcies par l'excès du pigment. Elles s'opposent nettement aux premières par un aspect tout différent ; de plus, elles sont beaucoup moins irisées.

Ces faits sont difficilement conciliables avec les hypothèses de Rensch ; car même en supposant une concentration relativement forte dans les plumes métalliques des types désertiques, on ne comprendrait pas comment se produit l'obscurcissement des types de régions humides, qui devraient être encore plus métallisés.

La séquence des plumages chez *Anthracothorax* (= *Lampornis*) *mango* de la Jamaïque nous semble elle aussi peu compatible avec les idées de Rensch. On sait que dans cette espèce, les mâles adultes, qui ne se distinguent guère des femelles, ont une gorge d'un noir profond, analogue à celle que l'on rencontre dans les autres espèces du genre. Or on connaît des oiseaux à gorge verdâtre ou mauve irisé ; ces oiseaux, sur l'identité desquels on a longtemps hésité — quelques auteurs les ont considérés comme femelles — ont été rapportés à des immatures par Bertioz (1943).

On sait d'autre part, qu'au cours de l'évolution du plumage, il se produit en règle générale un enrichissement de celui-ci en mélanine. On conçoit l'opposition qui existerait dans ces conditions aux théories de Rensch, car dans le cas que nous venons d'envisager, il y a perte de l'irisation et même de la métallisation par enrichissement en mélanine.

Dans ces conditions, il ne nous semble pas que l'on doive appliquer cette hypothèse au cas qui nous occupe. Les idées de Rensch s'appliquent très bien aux plumages noirs simplement métallisés, tels que ceux des Corbeaux, Pies, etc... Si nous prenons par exemple la série des espèces du genre *Corvus*, on constate que l'enrichissement en mélanine est en effet corrélatif d'une augmentation de la métallisation : *C. corax ruficollis*, race de Grand Corbeau propre aux régions subdésertiques ou désertiques du Sahara, d'Arabie et de Perse, est d'aspect moins brillant que *C. corax varius* de Sibérie. De même *C. tristis* de Nouvelle-Guinée, espèce variable présentant tous les stades d'une décoloration pouvant être presque complète, montre une variation parallèle de l'intensité des reflets.

Source : MNHN, Paris

Mais il nous semble que la coloration des oiseaux d'aspect franchement métallique, au plumage « lumineux », est toute différente. Le pigment y a certes encore un rôle à joner ; mais l'intensité de la couleur n'est aucunement fonction d'une augmentation de l'éclat lumineux. Il semble au contraire qu'un excès de mélanine soit plutôt préjudiciable à la métallisation apparente et à une grande luminosité des couleurs.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

EVOLUTION DU PLUMAGE AVEC L'AGE

Le premier plumage juvénile des Trochilidés ne présente jamais les brillantes parures des adultes, dont les plages lumineuses sont remplacées par des plumes ternes, généralement brunâtres, de teinte assez variable ; les plumes verdâtres simplement métallisées existent le plus souvent dès le premier âge, mais n'ont pas l'éclat qu'elles possèdent chez l'adulte.

Il est assez rare que des plumes métallisées chez le jeune soient remplacées ensuite par des plumes moins métallisées ou même ternes chez l'adulte. Nous connaissons pourtant certains cas, tel celui de l'*Anthracothorax mango*, dont nous avons parlé précédemment : on considère les exemplaires à gorge mauve métallique comme des jeunes d'une forme adulte à gorge noire (Berlioz 1943). Il en est de même chez certains *Argyrtrinu* et *Phaeolarma*.

Il ne faudrait cependant pas croire qu'il existe une opposition des plus tranchées entre plumes ternes du jeune et plumes brillantes de l'adulte ; pour de nombreux types d'Oiseaux-mouches, on connaît un grand nombre de stades de plumage intermédiaires, où l'on observe tous les passages entre les deux aspects extérieurs extrêmes. Prenons comme exemple les plumes ventrales d'*Helianthea helianthea* : on sait que le ventre de cet oiseau est brunâtre métallisé chez le jeune, et rose métallique vif chez l'adulte. Or on observe tous les intermédiaires, notamment toute une série de plumes jaunâtres de plus en plus métallisées, se teintant de cuivreux pour passer ensuite au rose, cette variation de couleur apparente s'accompagnant d'une intensification de l'éclat lumineux. Nous avons vu plus haut que cette progression allait de pair avec le développement de la lamelle supérieure (voir p. 168). Or entre le plumage juvénile typique et le plumage d'adulte n'intervient probablement qu'une mue, au plus deux ; il nous faut expliquer cette transformation par rapport à celles-ci.

On connaît les deux théories qui s'opposent quant aux variations de l'aspect extérieur du plumage, avec ou sans mue. La première hypothèse admet qu'après la poussée complète de la plume, il se produit un cal qui oblitère entièrement l'ombilic et sépare la plume du corps de l'animal. Celle-ci peut être considérée comme un organe mort qui ne subit plus aucune modification tant qu'elle subsistera. L'usure, en enlevant la partie la plus externe, pourra seule modifier dans une certaine mesure l'apparence exté-

Source : MNHN, Paris

rieure du plumage, si la barbure a une couleur différente du reste. Mais aucune évolution n'aura lieu par suite de changements se produisant à l'intérieur même de la plume.

La deuxième hypothèse soutient au contraire que de tels changements sont possibles. La mue permet évidemment les modifications les plus importantes ; c'est au moment où la plume pousse qu'est établie la plus large connexion avec le système vasculaire de l'oiseau. Le sang circule abondamment dans le bourgeon plumaire et y dépose les pigments variés qui le coloreront. Mais quand la plume aura terminé son développement, quand son ombilic entièrement oblitéré empêchera toute communication avec le sang, des voies d'échange subsisteront cependant entre le corps et la plume, qui ne sera ainsi pas une simple partie morte portée par l'oiseau. Et c'est dans la substance même dont elle est faite qu'il faut chercher les voies d'échange. Les auteurs font remarquer que la substance cornée a une composition physique très analogue à celle du parchemin, dont on connaît la perméabilité à nombre de corps chimiques, même extrêmement dilués, en particulier les substances graisseuses. Ce sont précisément à des graisses que font allusion les défenseurs de cette théorie. Pour les uns, en particulier pour Fatio (1866), la graisse ne sert pas à véhiculer des pigments qu'elle prendrait au sang pour les amener dans la plume ; son rôle se bornerait à dissoudre des pigments déjà contenus dans la plume, qu'elle redistribuerait dans les différents éléments, ce qui donnerait une nouvelle apparence à l'organe. Pour les autres, c'est une véritable sécrétion chargée de pigments qui se répand (Sventzoff).

De nombreux auteurs ont pris position pour l'une ou l'autre des deux théories ; on trouvera dans un article de J. A. Allen (1896) l'historique et l'essentiel des différentes opinions. Ajoutons que ce dernier prend assez violemment parti pour la première théorie.

Très récemment C. P. Staples (1948, a et b) reprit la question et conclut à la possibilité de changements pendant l'intermue. Il fait très justement remarquer qu'il ne saurait évidemment être question d'un apport sanguin ; la base de la plume est définitivement close, et c'est heureux pour l'oiseau qui n'aurait que faire de plumes emplies de liquide. Mais l'auteur anglais combat l'idée selon laquelle la migration de substances n'est possible que par l'intermédiaire d'un canal ouvert. Il admet qu'une « *sécrétion graisseuse* », issue de la couche graisseuse dermique, imprègne en quelque sorte la plume, « renforce sa coloration et peut, suivant sa nature, changer chimiquement les couleurs d'un pigment déposé ». On comprend que dans ce cas seules les plumes de contour soient affectées, les pennes, et en particulier les rémiges, s'insérant sur une partie osseuse et non directement dans la graisse. Staples (*in litt.*) semble cependant revenir sur cette exclusive et admettre que des changements sont, dans une certaine mesure, susceptibles d'intéresser même ces plumes.

Dans le cas de pigments graisseux, des modifications totales de la colo-

Source : MNHN, Paris

ration, la plume changeant radicalement de couleur, ne sont pas concevables. Staples n'envisage que la possibilité de changements de tonalité ou d'intensité. La plume n'est pas pour lui une structure parfaitement inerte, même quand sa croissance est complètement achevée. On voit que l'auteur anglais soutient une théorie qui rappelle par bien des points de vue les idées d'anciens auteurs, parmi lesquels Fatio.

Nous nous garderons de discuter ici l'ensemble de faits avancés par les auteurs et nous nous contenterons de parler de l'application qu'on peut en faire aux Trochilidés. Il nous semble qu'on ne puisse dans le cas présent nier une évolution du plumage se faisant pendant l'intermue. Rappelons en effet qu'entre le plumage juvénile terne et le plumage d'adulte ne se place probablement qu'une mue, au maximum deux. Dans ces conditions, même en admettant que ces mues n'aient pas la rigueur mathématique que certains ont voulu leur conférer, et que, selon les individus, on ait un changement plus ou moins complet du plumage, on ne pourrait malgré tout expliquer la variété de types intermédiaires telle qu'on l'observe lorsqu'on considère un grand nombre de spécimens.

Une mue doit certainement intervenir pour transformer la plume du premier plumage en une plume plus métallisée et déjà différenciée ; la plume terne n'a aucune lamelle supérieure, celle-ci étant pourtant responsable de la coloration de toutes les plages lumineuses des Trochilidés, sauf quelques cas particuliers (*Aglaeactis*). Cette première mue aura pour effet de faire pousser une plume présentant un début de lamelle supérieure, celle-ci commençant à présenter une métallisation plus ou moins accusée.

C'est alors qu'on peut supposer qu'interviendront des modifications se produisant pendant l'intermue. La lamelle supérieure doit probablement se développer (comme nous l'avons vu plus haut ; voir p. 168), sans mue, en même temps que sa microstructure évolue en se régularisant de façon à réfléchir de plus en plus parfaitement la lumière incidente. On sait la facilité avec laquelle la plume brillante des Colibris est susceptible de se transformer au point de vue optique, sous l'action de corps très divers. Entre des plumes présentant des couleurs et des intensités lumineuses très dissemblables, il n'y a en réalité que des différences structurales si minimes qu'on n'arrive généralement pas à les déceler par les moyens ordinaires d'observation. On ne peut évidemment rien savoir des influences d'ordre interne ou externe qui subordonnent les variations d'aspect du plumage de l'oiseau ; on peut en tout cas les expliquer plus facilement que les variations que les auteurs ont vues dans des plumes à pigment graisseux, où une migration de substances graisseuses et de pigments était nécessaire pour expliquer les changements. Dans le cas qui nous occupe, il s'agit de modifications beaucoup plus minimes, et qui pourraient au fond ne consister que dans l'épanouissement, si l'on peut dire, des lamelles cornées des barbules.

Nous avons vu que les auteurs font intervenir en général des substances

Source : MNHN, Paris

graisseuses qui viendraient en quelque sorte imprégner la kératine. Ces graisses, nous l'avons vu, forment peut-être les milieux de séparation intercalés entre les lamellules : on s'expliquerait aisément dans ce cas comment un apport même léger peut produire des modifications dans les caractéristiques du système réflecteur. C'est à notre avis la seule manière logique d'expliquer cette grande variété de plumage, à passage très progressif des formes ternes juvénites aux oiseaux adultes brillamment colorés.

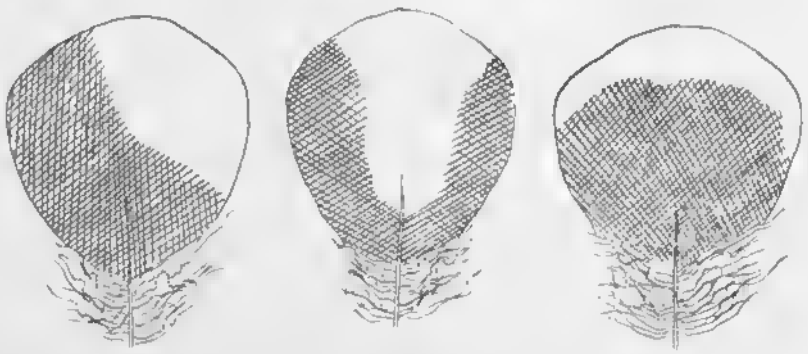

Fig. 51. — Plumes dorsales d'un spécimen juvénile de *Topaza pella* ♂ de Cayenne, présentant un stade de coloration intermédiaire entre le plumage de jeune et celui d'adulte. En quadrillés, parties rouges; en blanc, parties vertes.

Cette impression est confirmée par l'examen d'un spécimen de *Topaza pella*, de Cayenne, se trouvant dans les collections du Muséum de Paris. On sait que le mâle juvénile de cette espèce a un plumage qui se rapproche beaucoup de celui de la femelle, à dominance verte. Le mâle adulte au contraire a un plumage à dominance rouge. Or cet exemplaire présente une véritable mosaïque de plumes rouges et vertes, aussi bien sur les parties inférieures que sur les parties supérieures, et ce qui est plus intéressant encore, c'est l'existence de plumes bicolores (fig. 51) présentant des taches rouges irrégulières, tantôt nettement séparées des taches vertes adjacentes, tantôt plus ou moins confluentes, avec une région intermédiaire jaunâtre ; ces plages sont variables en étendue et ont un contour très irrégulier. Il semble que l'on passe insensiblement du vert au jaune et du jaune au rouge.

On pourrait évidemment être tenté d'interpréter cette pattern curieuse comme un cas tératologique ; il nous semble plus logique de la considérer comme un stade très fugace, puisque très rarement observé, intermédiaire entre les deux plumages. Il est possible qu'intervienne une influence hormonale, mais on ne peut que conjecturer sur ce phénomène qui nous paraît cependant militer en faveur d'un changement pouvant survenir sur la plume déjà poussée.

La disposition relative des plages vertes et rouges de chaque plume sem-

Source : MNHN, Paris

hle indiquer que cette transformation a lieu sous l'action d'une substance provenant du corps de l'oiseau. Il est en effet assez remarquable de constater que sur toutes les plumes examinées, les modifications du vert au rouge apparaissent proximalement (cette affirmation est vraie aussi pour la plume médiane de la figure 51 ; la disposition des barbes explique parfaitement comment a pu cheminer l'hypothétique substance). Un tel fait semble donc confirmer l'hypothèse d'une transformation sous l'influence d'une substance émanant de l'oiseau.

Les plumes de la plupart des oiseaux subissent avec la saison des modifications assez considérables ; il se produit en général à l'approche de la mue un affadissement des couleurs qui est souvent très sensible. Les Trochilidés sont loin d'être à l'abri de telles modifications ; un exemple frappant nous est offert par les plumes de la gorge de *Selasphorus rufus*. Nous avons déjà parlé de ce Trochilidé nord-américain qui, à l'époque des migrations, voit les plumes de sa gorge passer partiellement du rouge vif au jaunâtre, cette couleur étant universellement répandue chez les spécimens collectés au Mexique en août et septembre. La plume aura non seulement montré un affadissement de la couleur, comme en présentent beaucoup de plumes, mais un changement sensible dans la coloration.

Cet exemple montre que des changements importants peuvent se produire dans les plumes, même âgées, de Trochilidés. Dans ces conditions, on ne voit pas pourquoi on refuserait à ces mêmes plumes une évolution en quelque sorte inverse, intéressant le plumage de spécimens juvéniles devenant adultes. Il est évident que des expériences et des observations faites sur des spécimens tenus en captivité, ou mieux encore suivis dans leur milieu naturel, seraient utiles pour confirmer ces probabilités. On conçoit la difficulté de pareille entreprise. Il nous semble en tout état de cause difficile de refuser toute possibilité d'évolution à la plume une fois poussée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

INFLUENCE DU CLIMAT SUR LE PLUMAGE DES TROCHILIDES

Il est extrêmement difficile de parler de l'action du climat sur le plumage des Trochilidés. Pour l'ensemble des oiseaux, la relation entre les différents facteurs climatiques et les caractéristiques de leur plumage n'est encore qu'imparfaitement connue ; elle l'est encore bien moins quant aux Trochilidés, par suite de la complication du système de coloration de ces oiseaux. Le principal agent déterminant est sans doute l'humidité ; nous nous bornerons à son étude dans ce qui va suivre.

On sait que la répartition géographique des Colibris englobe aussi bien des régions extrêmement arides que des contrées de forte humidité, en particulier dont le degré hygrométrique de l'air est très élevé. On connaît l'action de l'humidité sur le plumage des oiseaux : selon des processus encore inconnus, on observe en général un enrichissement des plumes en mélanine, et c'est ce phénomène que traduit la « *Loi de* Gloger ».

Les Trochilidés se conforment à ce principe comme les autres oiseaux, et en règle générale on peut dire que les Colibris les plus intensément pigmentés se trouvent dans les régions de forte humidité. Cependant cela ne signifie nullement un accroissement de la luminosité du plumage en général, des plumes de parure en particulier. Les plumes des oiseaux des régions désertiques sont même le plus souvent plus lumineuses, plus irisées, ainsi que nous avons eu l'occasion de le signaler déjà. On pourra ainsi en gros distinguer deux groupes d'Oiseaux-mouches.

L'un est caractéristique des régions sèches ; le plumage est relativement peu pigmenté ; il offre souvent de vastes étendues colorées en brun-jaunâtre par de la phaeomélanine, et souvent aussi d'autres parfaitement blanches. Les parties lumineuses sont très brillantes, souvent très irisées. Un tel plumage caractérise un assez grand nombre d'espèces, en particulier chez les types voisins des *Archilochus* (46e groupe d'E. Simon).

A cet ensemble de formes s'opposent ceux des régions humides, en particulier ceux qui sont propres à la cuvette forestière de l'Amazone et aux versants humides des Andes. On ne rencontre que rarement chez eux des plages rousses ou jaunâtres, mais par contre, fréquemment des régions noires colorées par de l'eumélanine. Les parties brillantes, que ce soit les plumes de contour ou surtout les plumes optiques de parure, sont intensé-

Source : MNHN, Paris

ment colorées ; leurs couleurs sont profondes. Cet accroissement de l'intensité se fait au détriment de l'éclat et de l'irisation. Leur aspect est plus sombre.

Il serait cependant artificiel de vouloir opposer ces deux aspects, car il existe de nombreux intermédiaires difficiles à ranger dans un groupe plutôt que dans un autre. Ces deux aspects représentent deux extrêmes entre lesquels se place toute une gamme d'intermédiaires.

On peut d'ailleurs rencontrer dans un même genre des formes appartenant aux groupes opposés, et c'est sans doute pour ces oiseaux que les exemples sont les plus démonstratifs. Tel est le cas des *Hylocharis*. Nous prendrons comme type de régions humides *Hylocharis sapphirina*, qui habite les forêts épaisses d'Amérique du Sud (notamment le bassin amazonien). Le plumage de cet oiseau est des plus sombres, et paraît très riche en pigment. C'est en particulier le cas des plumes de la gorge qui forment une parure bleu violet foncé, d'une coloration très profonde, quoique brillante. La coloration apparente de cet oiseau a gagné en profondeur et en intensité, mais a perdu en éclat et en luminosité. Nous avons d'ailleurs affaire à de l'eumélanine.

A cette espèce s'oppose *Hylocharis chrysura*, espèce sud-américaine habitant notamment le Paraguay, la Bolivie orientale et les états brésiliens de Minas Geraes et Matto Grosso, dont on connaît la sécheresse relative. Le plumage de cette forme est avant tout caractérisé par une pauvreté pigmentaire accusée, corrélative des conditions climatiques, ce qui n'empêche pas l'oiseau de posséder des plumes très normalement métallisées, de coloration dorée.

Hylocharis Xantusi, qui habite le Sud de la Basse-Californie, région cette fois extrêmement aride, est lui aussi particulièrement intéressant au point de vue coloration ; la gorge du mâle est d'un vert clair très lumineux, tandis qu'une bonne partie du plumage est colorée par de la phaeomélanine.

Nous voyons ainsi à l'intérieur d'un même genre des espèces de régions humides, ayant un plumage très riche en pigment et une coloration métallique intense, mais sombre ; et des espèces de régions arides caractérisées par un plumage pauvre en pigment, mais comportant des plages métalliques très vives.

Nous trouvons également d'autres exemples dans le groupe *Archilochus* (46e groupe d'E. Simon), qui renferme des formes voisines entre elles par leurs caractères morphologiques. Dans cet ensemble, il est des espèces propres aux régions désertiques, qui ont un plumage caractéristique de ce biotope : tels les *Rhodopis* et le *Thaumastura Cora*, tous péruviens, dont les mâles possèdent une plaque jugulaire rose vif très brillante à reflets bleutés, très irisée. Nous opposerons à ces formes désertiques des espèces propres aux régions humides, entre autres *Calliphlox amethystina* qui peuple notamment le bassin amazonien et dont les parures sont beaucoup moins irisées et d'une coloration plus profonde.

Source : MNHN, Paris

Ces faits, outre l'intérêt qu'ils peuvent avoir en montrant comment les Trochilidés se conforment à la loi générale qui régit les oiseaux, permettent d'expliquer en partie le rôle du pigment dans la production de la couleur (voir p. 221).

RENSCH (1925) avait été frappé de la fréquence relative d'oiseaux présentant des plumes optiques et habitant les contrées tropicales humides. Il faisait remarquer que si les plumes d'aspect métallisé ne sont pas complètement absentes des régions tempérées, elles sont beaucoup moins brillantes (telles par exemple celles que présentent les Etourneaux, les Geais, les Pies, les Vanneaux, etc...), et souvent ne forment que des plages réduites (miroirs alaires des Anatidés). Par contre, des groupes entiers d'oiseaux à parure métallique sont propres aux régions tropicales : tels les Trogonidés, Galbulidés, Trochilidés, Paradiseidés, Eulabétidés, Phoenicutidés, Nectariniidés, etc...

Le fait est des plus frappants et mérite une attention spéciale. Il semble réellement y avoir une certaine relation entre le climat et la formation de plumes métalliques ; mais on connaît trop peu les facteurs climatiques susceptibles de provoquer de telles différences pour pouvoir se faire une idée plus précise dans l'état actuel de nos connaissances. Ce n'est peut-être qu'une simple coïncidence, à moins que ce soit, comme incline à le penser RENSCH, une réelle influence du climat chaud et humide sur l'évolution du plumage. Nous ne faisons que mention de ce fait très intéressant, mais qui déborde un peu du cadre que nous nous sommes assigné et dont la certitude est loin d'être acquise. D'ailleurs, il faut remarquer que cette intensification de la coloration, quelle que soit son origine, est générale chez tous les types de plumage. Les colorations provenant de pigments graisseux ou les « colorations bleues » sont les unes et les autres beaucoup plus vives chez les oiseaux des pays tropicaux. Les oiseaux de ces régions sont beaucoup plus richement colorés d'une manière générale, ce qui restreint évidemment la valeur d'une relation éventuelle entre le climat et la coloration métallique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IX

COMPARAISON DES PLUMES BRILLANTES DE TROCHILIDES AVEC QUELQUES AUTRES TYPES DE PLUMES LUMINEUSES

Nous venons d'étudier les divers aspects de la morphologie des plumes des Trochilidés. L'observateur le moins averti ne peut manquer de discerner au premier abord les profondes différences extérieures qui isolent les Colibris par rapport aux autres oiseaux. Nous allons voir ici rapidement quels sont les grands traits de l'organisation et de la morphologie de la barbule des plumes métalliques rencontrées dans les autres groupes aviens, sans entrer dans le détail d'organisation.

Il nous faut d'abord donner quelques généralités sur la « structure brillante » prise dans son ensemble chez les oiseaux. On sait que les plumes présentant des couleurs optiques ont pour caractéristiques générales et communes l'élargissement d'une partie ou de la totalité de chacune de leurs barbules ; jamais la barbe n'intervient directement dans les phénomènes de coloration *physique* à proprement parler.

La partie de la barbule qui est intéressée par la différenciation varie suivant les groupes envisagés, ce qui permet d'établir plusieurs catégories. Rensch (1925) considérait trois étapes dans la différenciation, suivant la partie modifiée : une *modification distale*, intéressant le pennulum et qui se rencontrerait, selon l'auteur allemand, principalement chez les Corvidés, Sturnidés, Paradiséidés ; une *modification basale*, intéressant la partie basilaire de la barbule et qui se trouverait chez les Trochilidés et les Trogonidés ; une *modification totale* connue principalement chez les Paons (*Pavo*).

Après étude d'un certain nombre de types appartenant aux familles les plus représentatives au point de vue chromatique, nous estimons qu'une telle classification est un peu trop sommaire ; on peut en particulier lui reprocher de mettre côte à côte des oiseaux très différents au point de vue apparence et même structure fine, comme Colibris et Trogons. Ce n'est pas ici la place d'établir une nouvelle classification ; d'autant plus qu'elle ne saurait être qu'assez illusoire en raison des formes de passage nombreuses entre certains des groupes qu'on serait amené à constituer. Il nous

Source : MNHN, Paris

semble cependant que l'on puisse distinguer en gros les échelons ci-dessous, caractérisés par les modifications suivantes :

1° *Modification de la lamelle basale (= Lamelle inférieure).*

1. — Modification de la partie interne ou ventrale de la lamelle.
2. — Modification de la partie externe ou dorsale de la lamelle.

2° *Modification de l'arête axiale et formation d'une lamelle supérieure.*

3° *Modification de l'arête axiale et de la partie basilaire du pennulum.*

4° *Modification du pennulum.*

5° *Modification totale de la barbule.*

Donnons quelques précisions sur ces catégories ; nous faisons remarquer tout de suite que nous n'avons en vue que quelques groupes essentiels, tels que Phasianidés, Cuculidés, Trogonidés, Galbulidés, Sturnidés, Nectariniidés et que d'autres familles telles qu'Anatidés, Dicruridés, Tréronidés, Phoeniculidés, ont été passées volontairement sous silence.

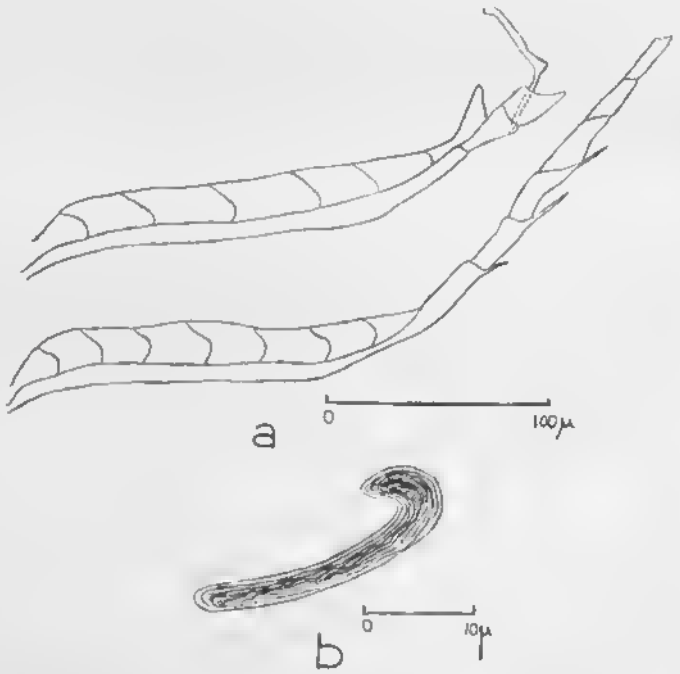

Fig. 52. — Barbules de plumes dorsales de *Chrysococcyx cupreus*, Cuculidés (zone brillante). **a.** Barbules interne (en haut) et externe (en bas). Remarquer le développement important de la lamelle inférieure; **b.** Coupe transversale d'une barbule au niveau de la lamelle inférieure.

Source : MNHN, Paris

Dans le premier groupe (1°), nous distinguons deux ensembles assez bien séparés morphologiquement : partons du schéma d'une barbule primitive, telle par exemple que celle que représente la figure 1, comprenant une arête axiale portant à l'intérieur une lamelle basale et terminée par un pennulum. Nous aboutissons au premier type de barbules de plumes métalliques si nous supposons que la lamelle basale va se développer, prendre de l'ampleur, se pigmenter et surtout se différencier au point de vue structurel. Nous avons rencontré de telles adaptations dans ce que nous avons appelé les « plumes vertes » dorsales de beaucoup de Trochilidés ; il en est de même des plumes dorsales des *Aglaeactis* ainsi que de quelques autres types de plumes que nous avons rencontrées. Une modification du même ordre est trouvée chez le Foliotocol (*Chrysococcyx cupreus*, Cuculidés) : l'aspect général de la plume ainsi que la structure des barbules rappelle en tous points ce que nous avons vu chez les plumes vert métallisé banales des Trochilidés, à quelques différences près, notamment dans les proportions et la forme du pennulum.

Le deuxième ensemble, dont nous trouvons des exemples dans les plumages des Galbulidés et des Phoeniculidés, comprend des plumes que l'on a souvent rapprochées des plumes brillantes de Colibris, telles que nous les avons décrites pour les parures de ces oiseaux ; CHANDLER (1916) en

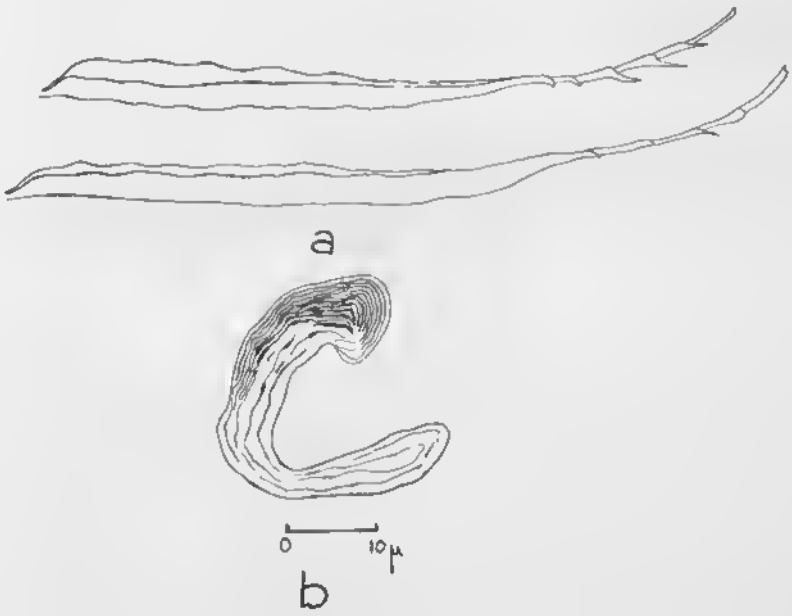

Fig. 53. — Barbules de plume dorsale de *Jacamcrops grandis*, Galbulidés (zone brillante). a. Barbules interne (en haut) et externe (en bas); b. Coupe transversale d'une barbule au niveau de la lamelle inférieure. Remarquer sa structure qui ne comporte aucune lamelle supérieure, mais uniquement une région différenciée à la partie supérieure (dorsale) de la lamelle inférieure.

Source : MNHN, Paris

particulier avance que les plumes vert bronzé de *Jacamerops grandis* ont des barbules très semblables morphologiquement à celles des plumes des Oiseaux-mouches, la couleur étant réfléchie par la portion de la « barbule non recourbée », comme chez *Colibri coruscans*. Cette allégation

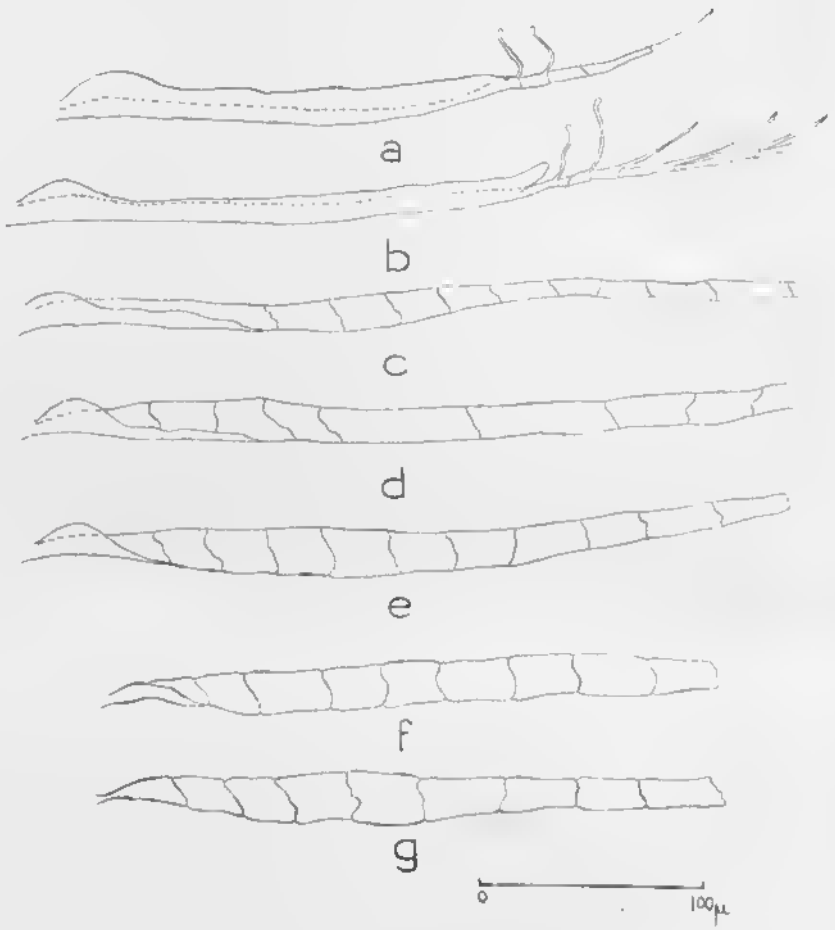

Fig. 54. — Barbules de plume dorsale vert-métallisé de Trogon (zone brillante). Différenciation progressive de la partie brillante et régression de la lamelle basale (= lamelle inférieure). Les deux derniers stades sont caractéristiques de la région subterminale de la plume (**f-g**). (Les barbules sont supposées vues par leur face inférieure.)

n'est en aucun cas justifiée, car d'une part la portion de la lamelle non recourbée n'est pas celle qui donne lieu à elle seule aux phénomènes lumineux chez *Colibri coruscans* et d'autre part la structure générale de la barbule est toute différente dans l'un et l'autre cas.

Lorsqu'on examine avec un grossissement assez faible une plume du

Source : MNHN, Paris

dos d'un quelconque Jacamar (Galbulidés), on est frappé par l'analogie qui paraît exister entre la forme des barbules de cet oiseau et celles des Trochilidés (plume de parure brillante comportant une lamelle supérieure à chaque barbule différenciée). Là aussi nous paraissons avoir une « lamelle supérieure » pigmentée, qui réfléchit la lumière, surmontant une lamelle basale (ou inférieure), et prolongée par un pennulum. En examinant cependant des coupes menées transversalement dans la portion basale de cette barbule, on constate que cette analogie n'est qu'illusoire. Nous n'avons pas à proprement parler de lamelle supérieure, mais une lamelle basale recourbée sur elle-même et dont la partie supérieure, c'est-à-dire celle qui se trouve le plus près de l'arête axiale, est différenciée au point de vue optique. La partie basilaire de la barbule est donc formée d'une seule lame qui se recourbe sur elle-même, et par là sa structure et sa morphologie sont totalement différentes de celles observées chez les Trochilidés.

Le deuxième groupe (2°) que nous avons distingué est caractérisé par des barbules brillantes comportant une lamelle supérieure bien marquée, différenciée nettement à partir de l'arête axiale. Nous avons suffisamment décrit cette structure en étudiant les plumes de Trochilidés, chez lesquels elle est caractéristique des plumes brillantes de parure.

Le troisième groupe (3°) ne se sépare que difficilement du quatrième (4°) quand on envisage des barbules évoluées, faisant partie de la zone métallique de la plume. Dans l'un et l'autre cas, l'évolution tend à la formation d'une simple lamelle, véritable bandelette articulée, aplatie et différenciée optiquement. Mais dans le cas qui nous occupe, c'est l'arête axiale et la partie basilaire du pennulum qui participent à la formation de cette lamelle. La lamelle basale va régresser dans une très large mesure, au point de ne plus constituer qu'un petit appendice inférieur lamelleux chez la barbule différenciée; la partie basilaire de l'arête axiale régresse elle aussi d'ailleurs dans une certaine mesure. Une spécialisation dirigée dans ce sens se trouve en particulier chez les Trogons, où l'on a d'ailleurs des variations assez grandes.

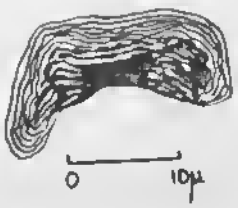

Fig. 55. — Coupe transversale de barbule brillante de plume dorsale de Trogon; remarquer la forme de la section, ainsi que sa structure fine.

Le quatrième groupe (4°), — qui est la catégorie typique pour les Nectariniidés et les Sturnidés (en particulier chez les *Lamprocolius* et genres voisins), — est caractérisé par une modification distale de la barbule, intéressant uniquement le pennulum qui s'élargit considérablement, tandis que la partie basilaire régresse rapidement et n'est plus représentée que par une lamelle rudimentaire se trouvant à la face inférieure de la barbule ainsi différenciée. Il n'y a jamais différenciation optique d'une partie quelconque de la base de la barbule, qui n'est jamais pigmentée non plus à

Source : MNHN, Paris

ce niveau. La barbule modifiée est, comme dans le cas précédent, une simple bandelette articulée.

Le cinquième et dernier groupe comprend les plumes dont les barbules sont totalement différenciées en lamelles brillantes ; de telles dispositions ne sont connues jusqu'à ce jour que chez le Paon.

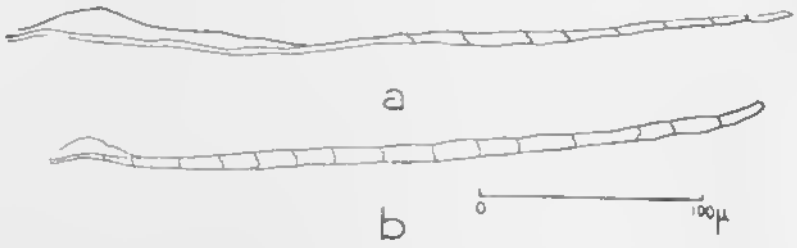

Fig. 56. — Barbules de plumes dorsales de *Lamprocolius chalybeus*, Sturnidés (zone brillante). **a.** Début de la différenciation, à la base de la zone brillante. Remarquer la formation de la partie « brillante » au dépens du pennulum ; **b.** Barbule différenciée. Remarquer la régression de la lamelle basale (= lamelle inférieure).

Nous tenons à faire remarquer que cette classification n'est pas définitive, car nous n'avons pas, pour ne pas déborder du cadre que nous nous sommes assignés, voulu entrer dans le détail d'organisation des plumes brillantes prises dans leur ensemble. Nous nous sommes bornés à donner quelques détails nous permettant de situer les Colibris parmi les oiseaux à plumes lumineuses. On ne pourra édifier une classification définitive qu'au moment où aura été étudié en détail l'ensemble des familles d'oiseaux renfermant des espèces à plumage métallique.

Ayant ainsi rapidement parcouru l'ensemble des plumes d'aspect métallique, nous pouvons essayer de les comparer les unes aux autres. Nous constatons d'abord les différences profondes qui séparent les plumes de parure des Trochilidés des autres plumes brillantes : il n'y a pas d'exemples connus jusqu'à ce jour de structures semblables chez d'autres oiseaux. La présence d'une lamelle supérieure est absolument caractéristique des Colibris et c'est elle qui contribue dans une large mesure à donner un aspect si spécial à leurs parures.

De plus, une telle modification basale a comme effet de permettre une cohésion très grande entre les barbules, — le pennulum qui subsiste en règle générale, sauf régression secondaire, ayant conservé son rôle d'agent de fixation. Cette particularité anatomique a une importance beaucoup plus grande qu'on pourrait le supposer au premier abord. Le manque de cohésion des barbules d'une plume brillante de Nectarinien est dû à la conformation spéciale de ces barbules, dont aucune partie ne permet un accro-

Source : MNHN, Paris

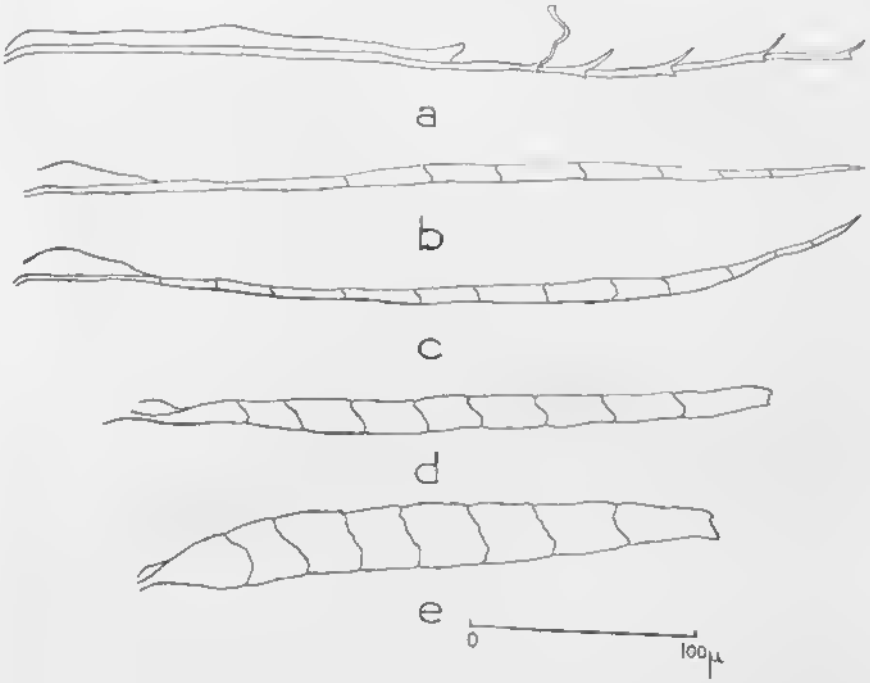

Fig. 57. — Barbules de plumes dorsales de *Nectarinia pulchella* (Nectariniidés); barbules internes. — **a.** Zone intermédiaire, barbule indifférenciée; **b-c.** Début de la différenciation du pennulum et régression de la lamelle basale; **d.** Barbule différenciée, « brillante ». Remarquer l'élargissement du pennulum et la régression presque complète de la lamelle basale; **e.** Barbule différenciée, près de la bordure de la plume. Remarquer l'élargissement encore plus considérable du pennulum entièrement différencié.

chage quelconque avec les barbules voisines. Il existe, comme on peut le voir en comprenant simplement les figures, des différences de structure considérables entre les plumes de Nectariniidés et celles des Trochilidés. Ce sont deux types opposés ; les dissemblances dans l'apparence extérieure se retrouvent parfaitement dans le détail de la morphologie de leurs éléments constitutifs (1).

Nous avons vu brièvement que les barbules de Galbulidés, que certains

(1) On ne rencontre que rarement des plumes écailleuses chez les Nectariniidés; leurs tectrices ont, nous l'avons dit, presque toujours un aspect filamenteux; ce ne sont au fond que des plumes typiques de Passereaux profondément transformées. Il n'y a guère que dans les parures latérales du cou de certains d'entre eux, notamment chez les *Arthopyga*, que l'on trouve des plumes paraissant plus homogènes, se rapprochant des plumes écailleuses. Elles sont en réalité, du même type que les autres plumes brillantes de Nectariniidés; mais la bandelette représentant le pennulum modifié est beaucoup plus courte, plus large; l'ensemble de ces barbules paraît en conséquence beaucoup plus ramassé et contribue à donner à la plume un aspect plus écailleux. L'aspect de ces plumes est, malgré tout, bien différent de celui des plumes de Trochilidés.

Source : MNHN, Paris

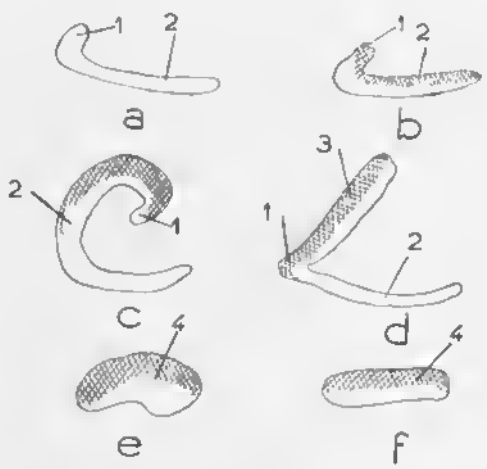

Fig. 58. — Schémas représentant les sections des barbules différenciées des plumes brillantes de divers types d'oiseaux. — **a.** Type primitif, non différencié; **b.** Type à lamelle inférieure (= lamelle basale) différenciée (*Aglaeactis*, *Chrysoroccyx*); **c.** Type à lamelle basale recourbée et différenciée dorsalement (Galbulidés); **d.** Type à lamelle supérieure (Trochilidés); **e.** Modification du pennulum (Trogonidés); **f.** Modification du pennulum (*Lamprocolius*). — 1. Arête axiale; 2. Lamelle inférieure ou basale; 3. Lamelle supérieure. Les parties différenciées « optiquement » ont été quadrillées.

auteurs voulaient rapprocher, sont en réalité assez éloignées, car elles ne possèdent qu'une pseudo-lamelle supérieure, d'origine et de forme assez différentes. D'ailleurs, l'aspect de la plume dorsale des Jacamars est très différent de celui que nous avons vu chez les Oiseaux-mouches et on comprend difficilement qu'on ait pu tenter de les rapprocher. Il en est de même des plumes dorsales de Trogons, qui étaient rangées par Rensch, dans la même catégorie que les Trochilidés, mais qui n'ont pourtant rien de commun avec ces derniers.

Nous voyons donc que les plumes de Trochilidés, du moins les plumes brillantes de parure si différenciées, constituent vraiment un type très spécial qui leur est propre et qui se distingue nettement de tous les autres que nous venons de voir (il est vrai que nous n'avons malheureusement pas eu la possibilité d'examiner les plumes de Paradisiers, groupe où les plumes de parure sont si variées d'aspect).

Par contre, le type de plume de contour caractérisé par une modification basale, qu'on rencontre chez les Colibris, — les plumes ordinaires vert métallisé dorsales dont nous avons déjà tant parlé — se rapproche beaucoup de celui des plumes vertes de *Chrysococcyx cupreus* : dans les deux cas nous avons affaire à des barbules comportant chacune une lamelle basale bien développée, large et possédant une différenciation laminée, qui donne lieu à des couleurs d'interférence. D'ailleurs, lorsqu'on examine une plume de Foliotocol au microscope, à un grossissement assez faible, on

Source : MNHN, Paris

ne peut manquer d'être frappé de la ressemblance qui existe entre les deux types de plumes, ressemblance allant même parfois jusqu'à des traits de détail ; la forme des pennulums, en particulier celle des pennulums internes, est cependant assez différente.

En plus des différences de structure et de morphologie dans les éléments composant la plume, les Trochilidés ont une microstructure des parties destinées à réfléchir la lumière qui s'écarte de celle des autres oiseaux.

Certes, le principe de coloration « métallique » des plumes optiques de tous les oiseaux reste le même : dans tous les cas nous avons affaire à des couleurs d'interférence. Mais la couleur présentée par les plumes de parure des Trochilidés est différente en qualité : elle est beaucoup plus lumineuse et aucune autre plume d'un quelconque oiseau n'atteint l'éclat et la luminosité qui caractérisent certaines d'entre elles.

Ces particularités sont dues, pour une grande part, à de très minimes différences dans la microstructure des lamelles ; nulle part, même pas chez les Nectariniens, n'est atteinte la régularité de stratification que nous avons constatée chez les Oiseaux-mouches. De plus, le pigment est plus abondant chez les autres oiseaux ; il est déposé en assez grandes quantités, même entre les couches les plus externes.

On comprendra aisément que par suite de cette irrégularité relative des lamellules cornées chez les autres oiseaux, la lumière réfléchie n'atteigne pas le degré de pureté qu'elle offre chez les Colibris et en même temps l'abondance du pigment fait supposer qu'il a un rôle beaucoup plus important à jouer surtout comme absorbant d'un grand nombre de radiations. Il n'est pas impossible qu'il joue même un rôle analogue à celui que nous lui avons attribué dans le cas d'*Aglaeactis cupripennis* (plume dorsale), et même plus important encore. C'est probablement le cas des plumes vertes si fréquentes dans le plumage d'un grand nombre d'oiseaux métalliques : Trogons, Jacamars, Coucous métalliques, etc... L'étude chimique des pigments contenus dans les plumes d'oiseaux est malheureusement à ses débuts ; tant que nous n'aurons pas de bonnes études récentes sur leur nature et leurs propriétés physiques, en particulier leurs spectres d'absorption, nous ne pourrons évidemment que conjecturer sur leur action au point de vue chromatique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE X

CONCLUSIONS

1. Aspect général extérieur et caractéristiques de la plume écailleuse des Trochilidés en rapport avec sa morphologie

Nous venons d'étudier une à une les principales caractéristiques des plumes de Trochilidés ; il nous reste à coordonner les résultats obtenus, de manière à nous rendre compte d'où provient l'aspect si caractéristique des parures de ces oiseaux, qu'on ne retrouve nulle part ailleurs. Nous avons détaillé un assez grand nombre de facteurs intervenant chacun à sa manière pour faire varier l'apparence extérieure de ces plumes. Car si celles-ci conservent les mêmes caractéristiques générales pour toutes les espèces de Colibris, il existe une infinité de variations qui ont chacune leur origine dans quelques modifications morphologiques. Nous devons par conséquent distinguer des caractères généraux communs à toutes les espèces et des variations permettant d'expliquer la multitude des cas particuliers.

Tous les Trochilidés sont caractérisés par un plumage numériquement pauvre, formé de plumes rigides. Les plumes de parure ont très généralement l'aspect de squames homogènes. Au point de vue microscopique, les plumes « brillantes » sont essentiellement caractérisées par des barbules pourvues d'une lamelle supérieure, organe qui est absolument propre à ce type d'oiseaux, dont on ne retrouve l'équivalent nulle part ailleurs, comme nous l'avons vu, et par une cohésion toujours très grande entre les éléments divers de la plume. De plus, la différenciation « lumineuse » très poussée est due à ce que la lamelle supérieure, quand elle existe, et la lamelle inférieure, — celle-ci parfois dans sa totalité, parfois seulement sur son extrême bord ventral, — sont formées d'une série de lamellules très régulièrement stratifiées.

Telles sont en gros les caractéristiques générales des plumes écailleuses de Trochilidés. Le fait que nous ayons affaire à une modification basale a entraîné une série d'autres différenciations de la plume écailleuse, en particulier son extrême cohésion ; les pennulums restent libres et conservent une forme tout à fait propice à l'accrochage avec leurs homologues des barbules voisines. De plus les crochets, hamulus et autres que possèdent les

Source : MNHN, Paris

barbules basales de chaque ramus accentuent encore cette cohésion. En outre, chaque barbule a différencié, du moins dans presque tous les cas de plumes vraiment brillantes, une lamelle supérieure qui joue à elle seule un rôle important. Il suffit qu'une différenciation laminée très poussée ait lieu dans les lamelles de chaque barbule pour transformer cette plume en un réflecteur de la lumière incidente, réflecteur changeant la nature et la composition spectrale de celle-ci par le jeu des interférences ; d'où la coloration très vive observée.

Mais autour de ce schéma général existe un très grand nombre de variations qui font qu'à lui seul déjà l'aspect extérieur du plumage d'un Oiseau-mouche permet de le distinguer d'un autre. Or ces différences d'aspect sont dues aux variations des éléments microscopiques de la plume.

Nous en avons déjà vu un certain nombre en étudiant les caractéristiques macroscopiques de la plume. Parmi les principales figurent le gaufrage et la largeur des vanulums. Certaines plumes ont des barbules comportant une lame brillante très courte, d'autres en ont de longues ; l'angle barbulaire varie lui aussi. Il en résulte une largeur du vanulum plus ou moins grande. De plus, les angles plans que font ceux-ci entre eux sont variables ; dans certain cas, la plume est presque plane ; dans d'autres, elle comporte une série d'angles rentrants et sortants alternés. L'orientation des lamelles supérieures se trouve davantage dans un même plan. Il résulte de tout ceci que certaines plumes ont l'aspect d'une plaque lumineuse homogène ; d'autres paraissent au contraire formées d'une infinité de facettes microscopiques, dont les caractères optiques changent presque individuellement suivant l'orientation.

Le nombre des barbules pour une même unité de longueur n'a pas d'importance. Les barbules successives sont étroitement contiguës, mais ce résultat n'est pas atteint par la multiplication du nombre des barbules, mais uniquement par leur élargissement.

Les variations les plus importantes dans l'aspect général sont causées par des différences dans la morphologie de la barbule elle-même. Comme nous l'avons vu, c'est elle qui est le siège des phénomènes chromatiques les plus importants ; on comprend dans ces conditions les répercussions que ses moindres modifications sont susceptibles d'apporter à la coloration. Son développement plus ou moins grand et son orientation dans l'espace sont des facteurs des plus importants à considérer. C'est en grande partie d'eux que dépendent la coloration et l'éclat de la plume ; nous l'avons vu en étudiant l'augmentation de la coloration avec le développement de la lamelle supérieure chez *Helianthea helianthea*. On comprend aussi l'orientation qu'il faut donner à la plume pour percevoir une coloration ; elle est déterminée par celle de la lamelle supérieure.

La lamelle basale ou inférieure n'a qu'un rôle minime dans la coloration ; il n'y a guère que son bord ventral qui soit différencié. Nous avons cependant rencontré quelques cas exceptionnels où la lamelle inférieure

Source : MNHN, Paris

avait une grande importance. C'est en particulier le cas des plumes de la gorge de *Colibri coruscans*.

C'est encore plus le cas des plumes dorsales d'*Aglaeactis*, dont la structure est absolument spéciale parmi tous les Trochilidés.

Pourtant, l'ensemble de ces variations de structure est encore insuffisant pour expliquer l'extraordinaire gamme de coloration des plumes lumineuses. Nous en trouverons les causes dans la microstructure des éléments décomposant et réfléchissant la lumière. L'examen direct ne permet généralement pas de trouver de différences appréciables dans des détails aussi ténus. C'est par l'examen à l'aide de méthodes physiques appropriées qu'on arrive à déceler les variations existant dans le système lamellaire. Un grand nombre de variations s'expliquent très facilement dans le cadre des couleurs d'interférence, dans la production desquelles interviennent les facteurs physiques les plus divers : nombre de lamellules réflectrices, indice de celles-ci, indice du milieu de séparation de chaque lamellule, épaisseur,..... De plus, nous avons vu que le pigment était présent dans tous les cas, mais en quantités très variables ; tout aussi variable est sa répartition. Des lamellules réflectrices régulièrement stratifiées en nombre relativement important, avec un pigment en faible quantité, produisent une coloration très vive. Le cas inverse produit une coloration plus terne.

Nous pouvons grossièrement distinguer trois qualités dans une coloration donnée : sa *couleur* proprement dite, son *irisation*, son *intensité*.

La couleur est essentiellement déterminée par l'écartement des lamellules ; la longueur d'onde dominante augmente quand augmente l'épaisseur de la lame réflectrice, du moins pour les couleurs de la même série spectrale. Nous avons démontré ce fait pour quelques échantillons examinés. Cette couleur pourra être plus ou moins pure, se rapprocher plus ou moins d'une couleur spectrale (pour une incidence fixe) ; tout ceci dépend de l'agencement des lamellules, de leur nombre (on constate en physique que plus le nombre de lamellules est élevé, plus le maximum est accusé, ou si l'on veut, plus la couleur est saturée, c'est-à-dire plus les radiations réfléchies avec grande intensité occupent une bande étroite dans le spectre). Mais l'influence du pigment est sans doute sensible elle aussi : la mélanine interposée entre les lamellules absorbe un certain nombre de radiations et, suivant son abondance et sa distribution (et peut-être suivant sa nature !), modifie le spectre de réflexion.

L'irisation relève en premier lieu de la nature même de la coloration. On connaît en physique un grand nombre de corps irisés où cet effet est précisément obtenu par des interférences lumineuses. La plus ou moins grande irisation dépend de l'agencement des lamellules elles-mêmes. L'incidence de la lumière sur la plume influe elle aussi sur cette caractéristique.

L'irisation dépend également du pigment mélanique. Nous avons vu en étudiant les relations que l'on peut déceler entre le climat et la coloration

Source : MNHN, Paris

la différence qui existe en règle générale entre les Colibris des régions sèches et ceux des régions humides. Il semble que dans une certaine mesure, et pour autant que nous puissions généraliser, irisation et faible teneur en mélanine aillent de pair. Une grande abondance de pigment dans les assises les plus externes inhibe l'irisation en absorbant un certain nombre de radiations.

La luminosité dépend en grande partie de l'ordonnance des lamellules réflectrices. L'éclat très intense qui caractérise les parures lumineuses de nombreux Colibris est dû à la grande régularité des stratifications. Nous avons vu, en étudiant les plumes de la gorge de *Selasphorus rufus* et leur variation saisonnière, qu'en dehors de toute question de coloration proprement dite, la perte de la régularité des lamellules cornées se traduisait par une diminution sensible de la luminosité.

Tels sont les facteurs intervenant dans la coloration du plumage des Trochilidés. Il suffit que l'un d'eux varie pour que l'effet extérieur soit très différent. Cela est en particulier vrai pour les caractéristiques des stratifications réflectrices dont nous avons vu la facilité à modifier leurs couleurs selon les conditions. C'est à elles que les Colibris doivent une bonne part de leur originalité au point de vue plumage.

Les autres oiseaux à coloration métallique n'ont jamais le même aspect. Nous avons étudié rapidement les différenciations qui caractérisent en gros les divers types de plumes optiques. Nous avons suffisamment insisté sur l'originalité de la morphologie de la barbule brillante de Trochilidé. La différenciation basale de la barbule entraine toute une série de modifications de grande importance. Il suffit de comparer une plume de Trochilidé et une plume de Nectariniien pour se rendre compte de l'importance de ce détail ; l'une est formée d'une série de tablettes réflectrices étroitement juxtaposées et rendues cohérentes par la partie distale de chacune ; l'autre n'est qu'une suite de longs filaments plus ou moins parallèles, mais n'ayant aucune cohésion entre eux. Nous nous bornerons à cette comparaison, car c'est avec les Nectariniens que l'on met le plus souvent les Colibris en parallèle. Nous ajouterons que l'éclat de la plume de Nectarinien est très différent : elle a des reflets huileux que n'a jamais aucun Trochilidé. Cette différence est liée à une microstructure différente.

2. Evolution des plumes des Trochilidés et valeur taxonomique de leur étude

Nous devons enfin voir quelle est l'évolution des plumes brillantes de Trochilidés et essayer de tirer des renseignements d'ordre taxonomique de leur étude.

Nous avons déjà dit quelques mots de l'évolution de la plume brillante et avons vu comment elle peut être rattachée aux plumes ordinaires. Si nous

Source : MNHN, Paris

examinons une plume simplement métallisée, comme celles que nous avons rencontrées un peu partout, nous constatons que sa structure est très proche de celle du type primitif terne, tel que l'offre un très grand nombre d'oiseaux. Une première transformation nous mène à la plume dorsale d'*Aglaeactis* : développement plus important de la lamelle inférieure (= lamelle basale), qui se transforme dans sa microstructure et différencie une série de lamellules génératrices de la coloration par interférences. On peut voir un passage entre ces deux types dans les plumes dorsales des *Homophania*, encore très proches du type banal au point de vue morphologie, mais ayant déjà différencié des lamellules réflectrices.

Une évolution toute différente nous conduit à la plume brillante telle qu'elle existe chez la grande majorité des Trochilidés. L'arête axiale s'élargit et différencie la formation à laquelle nous avons donné le nom de lamelle supérieure. Il nous suffit d'examiner attentivement les barbules de la zone intermédiaire d'une plume brillante pour comprendre comment a pu se différencier cette formation. Une série de lamellules se développe dans cet organite et nous sommes en présence d'une lamelle brillante.

Il ne faudrait pas croire que ces deux tendances évolutives s'opposent catégoriquement : il y a des formes de passage nettement intermédiaires, où les deux lamelles également développées ont l'une et l'autre un rôle à jouer dans la coloration. Nous rappelons en particulier les espèces du genre *Boissonneaua*, où nous assistons à un véritable passage entre les deux types de structure.

Essayons enfin de tirer des conclusions taxonomiques de l'étude des plumes de Trochilidés. Disons tout de suite qu'il nous semble que les plumes de ces oiseaux ne peuvent nous donner que peu de renseignements à cet égard. Un assez grand nombre d'auteurs ont essayé depuis longtemps de s'adresser à l'étude comparée des plumes pour en tirer des indications d'ordre taxonomique. Haecker (1901) est un des premiers à trouver des relations entre la structure des plumes et la parenté des divers types d'oiseaux et considère comme particulièrement importante la section transversale de la barbe : c'est le cas par exemple des Pigeons et des Lariformes, qui ont tous d'eux, d'après l'auteur, des barbes de section piriforme, ce qui confirme l'opinion de certains systématiciens qui placent ces deux groupes au voisinage l'un de l'autre.

Mais Spöttel (1914) démontra que les caractères invoqués par Haecker n'avaient aucune valeur systématique : des barbes ayant de telles sections se trouvent chez un grand nombre d'autres types d'oiseaux. On observe des variations à l'intérieur d'un même groupe ; sans oublier de plus que la section varie dans une très large mesure suivant le niveau où est menée la coupe. Nous avons vu nous-mêmes que les Trochilidés n'avaient aucune originalité à ce point de vue et que la barbe avait une section variable et semblable aux types rencontrés partout ailleurs.

Source : MNHN, Paris

Chandler, dans le travail paru en 1916, auquel nous avons fait déjà si souvent allusion, croyait lui aussi à la valeur systématique et phylogénétique des caractères des plumes : pour lui, c'était surtout les barbules, et plus spécialement les barbules distales, qui étaient susceptibles de fournir de tels renseignements : forme générale, développement relatif des différentes parties, nombre et forme des barbicelles, dent ventrale... La morphologie des barbules duveteuses est elle aussi d'un grand intérêt d'après lui.

Nous ne nierons certes pas la valeur de certains de ces caractères ; mais nous ne croyons pas que l'étude du plumage au point de vue systématique soit susceptible d'apporter beaucoup d'éléments importants. La plume, organe superficiel de l'oiseau, subit au premier chef l'influence du milieu, du genre de vie de l'animal. C'est le cas des plumes de contour, et plus encore des pennes, dont la forme et les caractéristiques sont déterminées avant tout par la biologie de l'oiseau. Ces parties présentent en conséquence toute une série d'adaptations secondaires, qui ne peuvent en aucun cas servir à des fins taxonomiques. Lorsque nous comparons des plumes, nous risquons de tomber sur des caractères communs, qui sont en réalité, soit des caractères primitifs retrouvés chez un grand nombre d'oiseaux, soit de simples convergences. De plus, il est difficile de leur attribuer une grande valeur systématique quand on constate qu'il suffit que deux oiseaux, proches parents par ailleurs, aient une biologie légèrement différente, pour que ces différences se retrouvent dans leur plumage ; Sick nous en a donné une série d'exemples. Comme l'a d'ailleurs fait remarquer cet auteur, il nous faut d'abord connaître avec précisions les relations fonctionnelles des caractères morphologiques de la plume pour pouvoir faire la part de l'adaptation. Ce n'est qu'alors que nous pourrons essayer d'utiliser l'étude de la plume à ces fins.

En ce qui concerne plus spécialement les Trochilidés, il nous faut insister sur l'extrême originalité de leur plumage, qui est confirmée par l'étude des éléments des plumes. Cette étude a montré combien les éléments correspondants des plumes de Galbulidés, avec lesquels on les mettait si souvent en parallèle, ont en réalité une structure totalement différente. Aucun autre oiseau n'a de plumes présentant même une ébauche de lamelle supérieure ; l'arête axiale est parfois bien marquée, mais ne se différencie jamais comme dans le cas présent.

De plus, lorsque nous envisageons l'ensemble des plumes métalliques, ou même simplement métallisées, nous constatons que la différenciation basale telle qu'elle se présente chez les Trochilidés n'est jamais observée ailleurs. Seules les plumes vertes du *Chrysococcyx cupreus* ont des barbules comparables par quelques-uns de leurs aspects à certaines plumes de Trochilidés, mais non aux plumes lumineuses ; elles en restent cependant bien distinctes par certains autres de leurs caractères. Enfin, d'autres plumes

Source : MNHN, Paris

peuvent présenter aussi une différenciation basale des barbules, mais jamais à la façon dont elle se manifeste chez les Trochilidés.

Les pennes de ces oiseaux sont également spéciales. On sait que les Oiseaux-mouches ont un vol bourdonnant qui leur est propre : on conçoit aisément que cela ait entraîné une série de modifications assez particulières, en vue de donner une grande résistance mécanique à la plume.

Les quelques traits de parenté qu'on peut déceler dans les plumes d'Oiseaux-mouches montrent une certaine affinité avec les Passeriformes. Comme l'a montré CHANDLER, les barbules de la zone duveteuse ont une forme qu'on ne retrouve nulle part ailleurs, si ce n'est chez certains Piciformes et chez les Passereaux : leurs bases atteignent un développement, en particulier une largeur inégalée chez les autres oiseaux. De plus, nous avons trouvé chez certains Colibris (*Phaëtornis Guyi*) une disposition du pigment mélanique telle qu'on la retrouve uniquement dans les groupes supérieurs, en particulier chez les Passereaux (localisation apicale de FRANK).

Ce sont là les seuls caractères que nous avons trouvés permettant des rapprochements entre les Trochilidés et d'autres oiseaux. Il aurait été intéressant de trouver des traits communs avec les Apodidés au voisinage desquels on les place généralement ; or, nous n'avons trouvé aucune parenté dans les caractères du plumage. Les barbules duveteuses, dont l'importance systématique est si grande, d'après CHANDLER, sont bien distinctes dans l'un et l'autre cas : alors que chez les Trochilidés, elles ont, comme nous l'avons vu, une base très élargie et un pennulum formé d'une série d'articles, dont chacun se termine par une partie très renflée, le node, les Apodidés ont des barbules duveteuses à base étroite et dont le pennulum articulé n'a jamais les renflements si caractéristiques des Colibris (CHANDLER). On ne trouve d'ailleurs aucun trait commun entre les plumes des représentants de ces deux familles, si ce n'est des caractères banaux, présents un peu partout.

Comme nous venons de le dire, les parentés les plus sensibles qu'on peut déceler dans la structure des plumes concernent les Passereaux. C'est là tout ce qu'on peut dire en se basant sur des caractères qui n'ont pas, d'après nous, de bien grande valeur systématique. Nous insistons par contre sur la forte originalité des caractères des plumes de Trochilidés. Les plumes écailleuses de parure telles qu'elles se présentent dans cette famille ne se retrouvent chez aucun autre type d'oiseau. Nous ne pouvons manquer de remarquer qu'il existe une séparation aussi bien tranchée dans la morphologie du plumage que dans les autres caractères. Les Trochilidés constituent vraiment un groupe d'oiseaux très spéciaux, sans parenté bien évidente, quel que soit le point de vue auquel on se place.

Les caractères du plumage sont par contre très importants à considérer à l'intérieur du groupe, et servent dans une très large mesure. L'aspect extérieur contribue au groupement des espèces, avec bien entendu toute

Source : MNHN, Paris

une série d'autres caractères. Cette impression extérieure, qui permet au systématicien d'ébaucher une classification, est confirmée par l'étude de la morphologie des plumes. Nous n'en donnerons que quelques exemples.

C'est en particulier le cas des espèces que l'on groupe autour des *Archilochus* (46e groupe de Simon). Ces Trochilidés, un peu disparates à certains points de vue, ont un grand nombre de traits communs, notamment dans le plumage. Leur pattern est sensiblement la même pour tous. Les mâles possèdent sur la gorge une magnifique parure très intensément colorée, souvent richement irisée ; les plumes formant cette plage lumineuse ont l'aspect de squames très homogènes. De plus, à quelques rares exceptions près, ce sont les seuls Trochilidés à posséder une large plaque jugulaire à dominance rouge. Nous avons vu en étudiant les plumes de la gorge de *Selasphorus rufus* quelles étaient les particularités des barbules qui se groupaient pour ainsi dire dans un seul plan. Ce caractère est retrouvé dans la plupart des espèces de ce groupe. Il en est de même pour la coloration proprement dite, les parures de ces oiseaux ayant des teintes assez spéciales. Ceci est dû évidemment à une disposition particulière des lamellules réflectrices, qu'on ne retrouve pas ailleurs.

On retrouve également des parentés entre les *Heliothea*, *Homophania*, *Boissonneaua* et *Aglaeactis*. Nous avons vu l'évolution de la lamelle supérieure chez les *Homophania* et *Boissonneaua*. Or tous ces oiseaux font manifestement partie du même ensemble, se rapprochant les uns des autres par bien d'autres traits de leur morphologie.

Dans des genres homogènes et comprenant de nombreuses espèces, tels les *Chlorostilbon* et les *Saucerottia*, toutes les formes ont en gros le même aspect général ; leurs couleurs ne présentent que peu de variations dans la teinte et dans l'intensité.

Nous signalerons enfin que des groupes entiers sont caractérisés par l'absence de plumes squamiformes opliques chez leurs représentants. Tels par exemple les groupes « *Phaethornis* » et « *Glaucis* » de Simon, chez qui aucune des nombreuses formes ne présente de plumes vraiment brillantes.

Les caractères du plumage viennent ainsi à l'appui des autres caractères morphologiques et ont tout autant de valeur qu'eux. On se méfie parfois des caractères tirés de la simple apparence extérieure d'un oiseau ; en réalité, les conclusions auxquelles on est amené sont très valables, à condition bien entendu d'être solidement étayées par d'autres critères. L'aspect extérieur du plumage est dû à un grand nombre de causes ; à chaque type de plumage correspond un certain nombre de caractères morphologiques constants, à l'aide desquels il peut être défini. Ces caractères résident aussi bien dans l'anatomie de la plume et de la barbule que dans sa microstructure. C'est leur ensemble que traduit l'aspect extérieur du Colibri. Ils sont caractéristiques de l'espèce ou du groupe envisagés et permettent de définir ceux-ci aussi bien que d'autres caractères.

Source : MNHN, Paris

Texture et coloration du plumage sont par conséquent de grande importance en systématique. Comme nous l'avons déjà dit, nous ne croyons pas que l'on puisse se servir utilement de l'étude des plumes pour préciser la position systématique d'un oiseau ou d'un groupe d'oiseaux au point de vue évolutif *dans l'ensemble de la classe*. Les adaptations secondaires y sont trop nombreuses. Par contre ces critères sont des plus précieux quand il s'agit de définir une unité systématique *dans un groupement plus limité*. Nous avons vu que le type de plumage des Trochilidés était spécial à cette famille et que son étude contribue donc à sa distinction même. Il en est de même pour les groupes d'espèces que l'on est amené à former parmi cette famille : la coloration y est de première importance à considérer. L'étude de la morphologie et de la structure fine des éléments de la plume nous montre qu'il s'agit là de caractères très stables et bien définis. Le systématicien les emploie à juste titre depuis toujours, et l'analyse du détail d'organisation de la plume lui donne entièrement raison.

Source : MNHN, Paris

RESUME

Le plumage des Trochilidés se compose d'un nombre restreint de plumes. Les plumes brillantes de parure sont squamiformes et formées de barbules différenciées à l'extrême. La différenciation « lumineuse » est obtenue chez les Trochilidés par une modification basale, intéressant la partie proximale de la barbule, la partie distale ne subissant que peu de changements et formant dans la plupart des cas un pennulum allongé. La majeure partie des plumes écailleuses est caractérisée par des barbules pourvues d'une lamelle supérieure, qu'on interprète comme une prolifération et une différenciation de l'arête axiale. On suit aisément la différenciation progressive de cet organite au niveau de la zone intermédiaire. Dans la grande majorité des cas, c'est cette seule partie qui donne lieu aux phénomènes de coloration.

La forme et le développement relatif de la lamelle supérieure varient suivant les espèces envisagées.

Tantôt les plumes brillantes des Trochilidés sont bordées par une zone non brillante, tantôt la plume se termine au contraire brusquement après une dernière barbule bien différenciée. Quand la bordure existe, les barbules la constituant ont souvent une morphologie très particulière.

Un certain nombre de plumes ont des barbules dont la lamelle basale joue elle aussi un rôle dans la coloration.

Certaines plumes sont très spéciales au point de vue morphologique : elles n'ont aucune ébauche de lamelle supérieure, l'arête axiale ayant même entièrement régressé. Le siège des phénomènes chromatiques se trouve dans la lamelle basale (= lamelle inférieure), qui a pris un développement considérable (type plume dorsale d'*Aglaeactis*).

L'étude de la structure fine de la barbule brillante nous révèle l'existence d'une série de lamellules très régulièrement stratifiées, dont l'épaisseur est d'environ 0,20 µ. Le pigment mélanique est interposé entre les lamellules, en quantités minimes entre les premières couches, en plus grande abondance ensuite. Cette structure n'existe que dans les barbules brillantes, au niveau de certaines parties (lamelle supérieure quand elle existe).

Les différents éléments de la plume sont rendus cohérents par une série de barbicelles bien développées.

La coloration des plumes écailleuses de Trochilidés est due à des interférences lumineuses se produisant au niveau des stratifications dont nous venons de parler. L'étude de la question sous son aspect physique prouve la nature des phénomènes lumineux, en particulier l'étude de la réflexion spectrale. Les conclusions qu'on en tire vérifient les données de la mor-

Source : MNHN, Paris

phologie, notamment en ce qui concerne l'épaisseur des tamellules réflectrices.

Il n'y a pas de pigments graisseux. Le pigment mélanique, toujours présent, n'a dans la plupart des cas qu'un rôle d'écran; il joue peut-être aussi parfois un rôle dans la coloration proprement dite, en absorbant certaines radiations, par exemple chez *Aglaeactis*.

Le plumage évolue avec l'âge dans le sens d'une intensification progressive des couleurs. Il semble qu'on ne puisse refuser à la plume la possibilité de se transformer en dehors de toute mue, et il suffit de causes très minimes pour provoquer un changement radical dans la coloration.

L'action du climat est assez difficile à expliquer. Il semble que les couleurs vives et irisées sont propres aux oiseaux des régions désertiques, tandis que les Colibris des régions plus humides présentent des couleurs plus profondes. Cette différence serait sans doute en rapport avec la richesse plus ou moins grande en mélanine.

La barbe des plumes brillantes n'a pas de structure spéciale ; sa forme est assez variable.

La comparaison des plumes brillantes d'Oiseaux-mouches avec d'autres types de plumes lumineuses montre l'extrême originalité de ces oiseaux, car on ne rencontre nulle part ailleurs de plumes présentant les mêmes caractères. (Les plumes de Galbulidés, homologuées par certains auteurs à celles des Colibris, sont en réalité bien distinctes.)

L'étude des plumes de Trochilidés ne permet pas de préciser leur position systématique par rapport à l'ensemble des oiseaux, si ce n'est d'accentuer les différences profondes qui séparent les Colibris de l'ensemble des autres oiseaux. Elle montre par contre la valeur taxonomique, à l'intérieur même de la famille, des critères tirés du plumage et de l'apparence extérieure, tant au point de vue texture que coloration.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Notre bibliographie concerne l'ensemble des publications ayant trait à la coloration par structure chez les oiseaux, qui nous ont servi dans notre étude. Faisons remarquer qu'aucun des travaux ci-dessous ne concerne spécialement les Trochilidés, si ce n'est celui de Miss Newbigin (1896). Nous avons joint quelques autres travaux de physique générale ou concernant les colorations d'insectes, auxquels nous avons emprunté des renseignements.

Allen (J. A), 1877. — The influence of physical conditions on the genesis of species (*Radical Review*, I).

Allen (J. A.), 1896. — Alleged changes of color in the feathers of Birds without moulting (*Bull. Amer. Mus. N. H.*, vol. 8, 13-44).

Allen (J. A.), 1914. — Pattern development in Mammals and Birds (*Amer. Nat.*, vol. XLVIII).

Altum (B.), 1851 *a*. — Über die Farben der Vogelfedern im allgemeinen, über das Schillern insbesondere (*Naumannia*, vol. IV, 293-304).

Altum (B.), 1854 *b*.— Über das Bau der Feder als Grund ihrer Färbung (*J. f. Orn.*, II Erinnerungschrift XIX-XXXV).

Baer (M.), 1899. — Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern (*Zs. f. Wiss. Zool.*, vol. 65, 50).

Bancroft (W. B.), 1923. — Structural colors in feathers (*Nature*, vol. 112, 243).

Bancroft (W. B.), Chamot (E. M.), Merritt (E.) et Mason (C. W.), 1923. — Blue feathers (*The Auk*, XL, 275-300).

Beebe (W.), 1907. — Geographic variation in Birds with a special reference to the effects of Humidity (*Zoologica N. Y. Zool. Soc.*, vol. I, 1).

Bemmelen (G. F. van), 1889. — Über die Entwicklung der Farben und Adern auf die Schmetterlingsflügeln (*Tijdsschr. Nederl. Deerkundveren.* Ser. 2, vol. 2, 235).

Berlioz (J.), 1944. — La vie des Colibris (Paris, 197 p., 10 pl., 5 fig.).

Berlioz (J.), 1945. — Révision critique des Trochilidés du genre *Argyrtrina* Chubb. (*L'Oiseau et R. F. O.*, nouv. sér., XV, 72-88).

Biedermann (W.), 1904. — Farbe und Zeichnung der Insekten. II : Die Strukturfarben (optischen Farben) der Insekten, dans Winterstein (Handbuch der vergleichende Physiologie, 3, I, 2e partie, 1657 et sqq. Iéna).

Biedermann (W.), 1914. — Die Farben bei Insekten und Vögeln (*Jenaische Denkschr.*, vol. 11, 217-300).

Biedermann (W.), 1928. — Das Federkleid der Vögel in vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere (*Ergeb. Biol.*, Berlin, vol. 3, 388-525).

Bloch (Br.), 1927. — Das Pigment (Handb. der Haut- und Geschlechtskrankeiten, vol. I, 1re partie, Berlin).

Bogdanow (A.), 1856. — Note sur le pigment des plumes des oiseaux (*Bull. Soc. Nat. Moscou*, 459-462).

Bogdanow (A.), 1858. — Etude sur les causes de la coloration des oiseaux (*Rev. Zool.* (2), vol. 10, 180-181).

Source : MNHN, Paris

Bouasse (H.), 1925. — Propagation de la lumière (Paris).
Brucke (E.), 1861. — Über den Metallglanz (*Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien*, Math. Nat. Cl., vol. 43, 2, 177-192).
Carlisle (G. C.), 1925. — Some observations on the base pennulum ratio and angular ratio of the barbules of the primaries in various groups of birds (*The Ibis*, 908-919).
Chandler (A. C.), 1914. — Modifications and adaptations to function in the feathers of *Circus hudsonicus* (*Univ. Calif. Publ., Zool.*, vol. 13, 243-446).
— 1916. — A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance (*Univ. Calif. Publ., Zool.*, vol. 13, 243-446).
Clément (C.), 1876. — Note sur la structure microscopique des plumes (*Bull. Soc. zool. France*, vol. 1, 282-286).
Cuvier (G.), 1809. — Leçons d'anatomie comparée, Recueillies et publiées par C. Duméril (Paris).
Desselberger (H.), 1930. — Über das Lipochrom der Vogelfeder (*J. f. Orn.*, vol. 78, 328-376).
Eldehn (G. van der), 1936. — Über die Zeichnung der Vogelfedern (auf Grund von Melaninfärbung) und die Phylogenie der Federmuster (*Zeitschr. Naturwiss.* Iéna, vol. 70, 399-428).
Elsässer (Th.), 1925. — Die Struktur schillernde Federn (*J. f. Orn.*, vol. 73, 337-389).
Elsässer (Th.), 1926. — Die Struktur schillernde Federn (*Biol. Zentralbl.*, Leipzig, vol. 46, 156-160).
Ewart (J. C.). — The evolution of plumage (*Nature*, vol. 109, 779).
Fatio (V.), 1886. — Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes (*Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, vol. 18, 2e partie, 249-308).
Frank (F.), 1939. — Die Färbung der Vogelgefieder durch Pigment und Struktur (*J. f. Orn.*, vol. 87, 426-523).
Frank (F.), 1940. — Zur Blaustruktur der Vogelfeder (*Orn. Monatsber.*, vol. 48, 114-116).
Frieling (H.), 1936. — Die Feder. Kleintier und Pelztier (Leipzig, vol. 10).
Gadow (H.), 1882. — On the colour of feathers as affected by their structure (*Proc. zool. Soc.*, 409-421) (Traduction de H. Gadeau de Kerville in *Bull. Soc. Amis Sc. Nat. Rouen*, 1883).
Gentil (K.), 1934. — Schillernde Vogelfedern (*Natur und Volk*, vol. 64, 118-120).
Giesberg (H.), 1931. — Die Färbung der Vögel (*Berl. Ver. Schls. Orn.*, vol. 16, 101-109).
Glasewald (Fr.), 1926. — Zur Frage der Übergänge zwischen dunklen und hellen Melanin (*J. f. Orn.*, vol. 74, 541-549).
Gluger, 1883. — Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas (Breslau).
Goppert (W.), 1925. — Vergleichende mikroskopische Untersuchungen über den Bau der Federn von Hausgans, Hausente, Krickente und Reiher (*Arch. Nat. Ges. Berlin*, vol. 90, A 7, 35-55).
Gohnitz (K.), 1923 a. — Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen (*J. f. Orn.*, vol. 71, 127-131).
Gohnitz (K.), 1923 b. — Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vögelfedern (*J. f. Orn.*, vol. 71, 456-511).
Goiktner (R. A.), 1912. — On two different types of Melanin (*Proc. Soc. Exp. Biol.*, vol. 9).
Gortner (R. A.), 1913. — Studies on Melanin (*Journ. Amer. chem. Soc.*, vol 35).
Greite (W.), 1931. — Über Bildung und Lagerung der Melanin in der Vogelfeder (*Zool. Anz.*, vol. 96, 41-49).
Greite (W.), 1934. — Die Strukturbildung der Vogelfeder unf ihre Pigment-

Source : MNHN, Paris

tierung durch Melanin (*Zeitschr. wiss. Zool. Leipzig*, vol. 145).

Haecker (V.), 1890. — Uber die Farben der Vogelfedern (*Arch. f. mikr. Anat.*, vol. 35, 68-87).

Haecker (V.) et Meyer, 1902. — Die blaue Farbe der Vogelfedern (*Zool. Jahr. System.*, vol. 15, 267).

Knische (G.), 1914. — Die Grünfärbung auf Grundlage der Blaustruktur (*Zool. Jahr., Anat.*, vol. 28, 327).

Kohelus (J.), 1947. — Study of Birds' Plumage with special considerations of number and weight of their feathers (*Acta Societatis zoologicae cerhoslovenicae*, vol. 11, 218-234).

Kruckenberg (L. F. N.), 1881-1882. — Die Farbstoffe der Federn (*Veryl. physiol. Studien*, Série I-II, Heidelberg).

Kruckenberg (L. F. N.), 1886. — Vergleichende Physiol. der Farbstoffe und der Farben (*Ibid.*, III, Heidelberg).

Lillie (F. R.), 1932. — The Physiology of feather pattern (*Wilson Bull.*, 193-211).

Lillie (F. R.), 1942. — On the development of feathers (*Biol. Rev.* Cambridge, vol. 17, 247-266).

Mac Donald (E.), 1943. — Fine feathers (structure and colour) (Fauna Philadelphia, vol. 5, 7-13).

Mallock (A.), 1911. — Note on the irridescent colours of Birds and Insects (*Proc. Roy. Soc.*, A, 85).

Mascha (E.), 1904. — Über die Schwungfeder (*Zs. f. wiss. Zool.*, vol. 17, 606-651).

Mason (C. W.), 1923. — Structural colours in feathers (*Journ. Phys. Chem.*, Ithaca, vol. 27, 201-251 et 401-447).

Mason (C. W.), 1926. — Structural colors in Insects. I (*Ibid.*, vol. 30, 383-395 (1926) et II et III 1927 (*Ibid.*, 31 (1927), 321-354 et 1856-1872).

Mathieu (J. P.) et Faraggi (N.), 1938. — Sur l'origine des couleurs brillantes chez les Coléoptères sans écailles (*Rev. optique*, vol. 17, 1, 11-27).

Mayer (A. G.), 1897. — On the color and color pattern of Moths and Butterflies (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 30, 169).

Michelson (A. A.), 1911. — On metalling colouring in Birds and Insects (*Phil. Mag.*, 6e série, vol. 21).

Newubin (M.), 1896. — On metallic colours in Trochilidae and Nectariniidae (*Proc. zool. Soc.*, 283-296).

Nitzsch (C. L.), 1867. — Pterylography (trad. et revu par Burmeister et Sclater) (*Ray Soc.*, Publ. 10, 181).

Onslow (E.), 1920. — On a periodic structure in many insects scales, and the cause of their iridescent colours (*Phil. Trans. Roy. Soc.*, 211, 1-74).

Peters (J. L.), 1945. — Checklist of Birds of the World, vol. V.

Rayleigh (Lord), 1887. — On the maintenance of vibrations by forces of double frequency, and on the propagation of waves through a medium endowed with a periodic structure (*Phil. Mag.*, Sér. 5, vol. 24, 145-159).

Rayleigh (Lord), 1917. — On the reflection of light from a regularly stratified medium (*Proc. Roy. Soc.*, A, vol. 93, 565-577).

Rayleigh (Lord), 1919. — On the optical character of some brillant animal colours (*Phil. Mag.*, sér. 6, vol. 37, 98-111).

Rayleigh (Lord), 1930. — The iridescent colours of Birds and insects (*Proc. Roy. Soc.*, vol. 128, A, 624-641).

Rensch (B.), 1925 *a*. — Untersuchungen zur Phylogenese der Schillerstruktur (*J. f. Orn.*, vol. 73, 127-147).

Rensch (B.), 1925 *b*. — Die Farbenaberrationen der Vögel (*J. f. Orn.*, vol. 73, 514-539).

Rensch (B.), 1925 *c*. — Recent investigations on the colours of Birds feathers (*The Ibis*, 856-868).

Source : MNHN, Paris

RENSCH (B.), 1927. — Schwingenfarben schillernden Vögel und geschlechtliche Zuchtwahl (*Zool. Anz.*, Leipzig, vol. 70, 93-99).
RIDDLE (O.), 1908. — The cause of production of « down » and other downlike structures in the plumage of Birds (*Biol. Bull.*, vol. 14, 163-175).
SARASIN (F.), 1941. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Farbungsgesetze der Vogelgefieders (*Verh. naturf. Ges. Basel*, vol. 52, 1-25).
SICK (H.), 1937. — Morphologisch-funktionnelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder (*J. f. Orn.*, vol. 85, 206-372).
SICK (H.), 1938. — Die Vogelfeder als Wiederspiegelung der Lebensweise des Vögels (C. R., 9e Congrès orn. int. Rouen, 487-502).
SIMON (E.), 1921. — Histoire naturelle des Trochilidés. Synopsis et Catalogue (Paris).
SPOTTEL (W.), 1914. — Die Färbung der *Columba livia* nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfedern (*Zool. Jahrb.*, vol. 38, 357-425).
STAPLES (C. P.), 1948 *a*. — Further as colour change without a moult (*Bull. B.O.C.*, vol. 68, 80-88).
STAPLES (C. P.), 1948 *b*. — Change of colour in plumage without a moult (*Avic. Mag.*, vol. 54, 3, 80-89).
STEINBACHER (G.), 1931. — Eumelanin und Phaeomelanin in der Vogelfeder (*Orn. Monatsber.*, vol. 39, 41-42).
STRESEMANN (E.), 1927-1934. — Aves. (Handb. d. Zool. de KUKENTHAL-KRUMBACH, vol. VII, 2, Berlin).
STRONG (R. M.), 1902. — The development of color in the definitive feather (*Bull. Harvard Mus. Comp. Zool.*, vol. 40, 145-186).
STRONG (R. M.), 1903 *a*. — Iridescent feathers (*Science*, N. S., vol. 17, 483-484).
STRONG (R. M.), 1903 *b*. — The metallic colors of the feathers of the neck of the domestic Pigeon (Mark Anniversary Vol., New-York, 263-277).
SUFFERT (F.), 1922. — Zur Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen (*Verhandlg. Militär. Biol. Zentralbl.*, vol. 12, 382).
SÜFFERT (F.), 1924. — Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen insbesondere die Schillerfarben der Schmetterlinge (*Zs. f. Morph. und Oekol. d. Tiere*, 171-308).
VOLKER (O.), 1944. — Die stofflichen Grundlagen der Pigmentierung der Vögel (*Biol. Zentralbl.*, vol. 64, 184-235).
WALTER (B.), 1895. — Die Oberflächen oder Schillerfarben, Braunschweig.
WATTERSON (R. L.) (s. d.). — The morphogenesis of down feather with special reference to the development history of melanophores (*Physiol. Zool.*, Chicago, vol. 15, 234-262).
WOOD (H. W.), 1905. — Physical Optics. New-York (Traduction française d'après la 2e édition, par VIGNERON (E.) et LABOUSTE (H.), Paris, 1913).

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 125

CHAP. I. — Quelques mots sur l'aspect général des Trochilidés 129

II. — Technique 132

III. — Terminologie 134

IV. — Aspect général et caractéristiques macroscopiques des plumes de Trochilidés 137

V. — Etude microscopique des différents types de plumes de Trochilidés 145

A. — Structure de la barbe 146

B. — Structure des barbules dans les plumes de contour 151

1 — Type primitif : plumes non métalliques 151

2. — Types différenciés 157

a) Plume dorsale d'*Heliantlhea heliantlhea* 157

b) Plume dorsale d'*Aglaeactis cupripennis* 159

c) Plumes écailleuses typiques, à lamelle lumineuse unique 163

d) Plumes à lamelle lumineuse double 176

e) Bordure des plumes de Trochilidés 177

f) Microstructure de la barbule 179

3. — Cohésion entre les barbules 184

C. — Structure des barbules et coloration dans les pennes 188

D. — Morphologie des grains de pigment 191

VI. — Etude physique de la coloration des plumes de Trochilidés 194

1. — Pigments. — Historique. — Théories explicatives 194

2. — Expériences physiques 200

3. — Conclusions 219

4. — La théorie de RENSCH s'applique-t-elle aux Trochilidés 223

Source : MNHN, Paris

VII. — Evolution du plumage avec l'âge 227
VIII. — Influence du climat sur le plumage des Trochilidés 232
IX. — Comparaison des plumes brillantes de Trochilidés avec quelques autres types de plumes lumineuses 235
X. — Conclusions 244
1. — Aspect général extérieur et caractéristiques de la plume écailleuse des Trochilidés en rapport avec sa morphologie 244
2. — Evolution des plumes des Trochilidés et valeur taxonomique de leur étude 247
Résumé 253
Bibliographie 255

Pierre André, imp. Paris. — Dépôt légal 2e trimestre 1951

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Les **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Le prix de l'abonnement, pour un volume, est de 1.200 *fr.*

Le montant des abonnements et les demandes de fascicules doivent être adressés au *Muséum national d'Histoire naturelle, service des ventes*, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e).

Compte chèques postaux : Paris 124-03.

EDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (commencé en 1895). Un volume in-8e par an. Abonnement annuel : 1.200 fr.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, nouvelle série (commencé en 1936). In-8°, sans périodicité fixe. Abonnement pour un vol. : 1.200 fr.

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (commencé en 1802 comme *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*. Ne paraît plus depuis 1938). Un volume in-4° par an. Prix du volume : 1.500 fr.

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (sans périodicité fixe). Paraît par fascicules in-8°. Prix du fascicule : 300 fr.

Revue française d'Entomologie (Directeur : Dr R. Jeannel, laboratoire d'Entomologie). Paraît depuis 1934, in-8°. Abonnement annuel : 500 fr.

Notulae systematicae (Directeur : M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie). Paraît depuis 1909, in-8e, sans périodicité fixe. Abonnement au volume : 600 fr.

Index seminum in Hortis Musaei parisiensis collectorum (Laboratoire de Culture). Paraît depuis 1822. Echange.

Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale (Directeur : M. A. Chevalier, laboratoire d'Agronomie coloniale). Paraît depuis 1921, in-8°. Abonnement annuel : 1.000 fr.

Revue Algologique (Directeur : M. R. Lami, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1924, in-8°. Abonnement annuel : 400 fr.

Revue Bryologique et Lichénologique (Directeur : Mme Allorge, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1874, in-8°. Abonnement annuel : 600 fr.

Revue de Mycologie, anciennement *Annales de Cryptogamie exotique* (Directeurs : MM. R. Heim, J. Duché et Malençon). Paraît depuis 1928, in-8°. Abonnement annuel : 500 fr.

Mammalia (Directeur : M. E. Bourdelle, laboratoire de Mammalogie). Paraît depuis 1936, in-8°. Abonnement au volume : 500 fr.

Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle, à Dinard (Directeur : M. E. Fischer, laboratoire maritime de Dinard). Paraît depuis 1928, in-8°. (Prix variable par fascicule.)

Source : MNHN, Paris